



annales de l'amélioration des plantes

Bimestriel

1979

Vol. 29 - N° 4

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Ann. Amélior. Plantes AAP29.4 29 (4) 353-469 (1979)

AAP29.4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J. POLY

Annales agronomiques.

- L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
- P. CHARTIER, Chef du Département de Bioclimatologie, C.N.R.A., Versailles.
- J. MAMY, Chef du Département de Science du Sol, C.N.R.A., Versailles.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

- A. COLÉNO, Chef du Département de Pathologie Végétale, I.N.A. Paris Cedex 75231

Annales de Zoologie-Écologie animale.

- B. HURPIN, Chef du Département de Recherches de Zoologie, 78280 Guyancourt.

Annales de Zootechnie.

- A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
- A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés C.E.R.D.I.A. Le Nover-Lambert, 91300 Massy.
- B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas.
- A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Qualité des Blés, I.N.R.A., 16, rue N.-Fortin, 75013 Paris.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherche forestières, C.N.R.F., 54280 Seichamps.
- J. PARDE, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production. C.N.R.F., 54280 Seichamps.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas.
- B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I.N.R.A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. LARVOR, Directeur du laboratoire des Maladies métaboliques, Theix, Saint-Genès-Champanelle 63110 Beaumont.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

C. THIBAULT, Directeur de Recherches à l'I.N.R.A.
Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A.B.A.B.B., C.N.R.Z., 78350 JOUY-EN-JOSAS.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I.N.R.A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22



Erratum

“ Application du concept de valeur variétale à la théorie de la sélection de variétés hybrides ”

A. GALLAIS

*** Station d'Amélioration des Plantes fourragères (I.N.R.A.)
86600 Lusignan (France)*

Paragraphe 4.1 Sélection individuelle

La situation envisagée correspond en fait à la sélection de groupes de parents sur la base de la moyenne des valeurs individuelles de ceux-ci. C'est lorsque les parents sont sélectionnés de façon indépendante sur leur valeur individuelle que le progrès obtenu est identique, en l'absence d'épistasie, à celui relatif à l'amélioration de la valeur variétale de la population, avec contrôle de la sélection sur les 2 sexes et même intensité de sélection. Avec la sélection des groupes de parents, dans les mêmes conditions, ce progrès est évidemment divisé par $\sqrt{k_v}$. Dans la 6^e ligne à partir de la formule (16) il faut donc remplacer « intensité de sélection » par « différentielle de sélection » pour que l'énoncé de la phrase soit exact.

annales de l'amélioration des plantes

Bimestriel

1979

Vol. 29 - N° 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Contribution à la mise au point d'une méthode de sélection de la Luzerne prenant en compte les effets d'interférence entre les individus.

I. — Etude expérimentale de la structure de la luzernière(*)

P. ROTILI

Istituto Sperimentale per le Colture Foraggere, Lodi, Italie

Résumé

Les études sur l'amélioration de la Luzerne concernent surtout les méthodes de sélection et les modèles variétaux. Outre ce domaine il en existe un autre, tout aussi important, qui a été moins exploré : le rapport entre la plante et son propre milieu. L'analyse structurale d'une luzernière a été réalisée de deux manières différentes : au moment de chaque coupe (analyse synchrone) et à travers l'ensemble des coupes (analyse diachronique). L'étude des mélanges binaires a permis de mettre en évidence le type des relations qui s'installent entre les individus et d'analyser la dynamique des facteurs en jeu tout au long de l'évolution liée aux coupes. Les résultats montrent que les effets de l'association correspondent à des situations de compétition. La structure de la végétation d'une luzernière est le résultat de ces effets de compétition entre individus. L'interférence entre les plantes a été interprétée par la densité biologique. On a mis en évidence la liaison entre ce paramètre et la notion de charge. L'ensemble des résultats a permis de parvenir à la définition d'un modèle de luzernière.

Introduction

Les études théoriques et expérimentales sur l'amélioration de la Luzerne concernent surtout les méthodes de sélection et les modèles variétaux. Depuis plusieurs années, le thème à l'ordre du jour consiste à préciser l'efficacité d'une phase d'autofécondation précédant le test d'aptitude à la combinaison.

De nombreux auteurs ont discuté les bases théoriques de la consanguinité et l'évolution de la vigueur pendant la phase d'autofécondation pour les espèces autotétraploïdes (HALDANE 1930; BARTLETT et HALDANE, 1934; DEMARLY, 1963, 1971; BUSBICE et WILSIE, 1966; BERNINGER, 1967; GALLAIS, 1977). On a étudié

(*) Ce travail constitue la première partie d'une thèse de Doctorat d'État ès-Sciences naturelles soutenue à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc à Montpellier en février 1978.

aussi le comportement des tetraploïdes en croisement, dans le but de préciser les structures des modèles variétaux les plus efficaces (BUSBICE, 1970; DEMARLY, 1963, 1969, 1971, 1977; GALLAIS, 1968, 1977; GUY, 1966; HILL, 1975; ROTILI, 1976, 1977; ROTILI et ZANNONE, 1976; THEURER et ELLING, 1964).

A la suite de ces études, nous possédons une meilleure connaissance des mécanismes qui régulent les effets de l'hétérosis et de la consanguinité chez la Luzerne.

Outre ce domaine il y en a un autre, tout aussi important, qui a été moins exploré : le rapport entre la plante et son propre milieu.

Au point de vue pratique, la Luzerne, en tant que plante individuelle, n'a pas de sens : l'agriculteur n'exploite pas des individus de luzerne mais la luzernière. L'installation d'une luzernière est faite avec un cultivar qui normalement est le résultat de transformations affectant le génotype, celui-ci étant apprécié en plantes isolées. Cela dit, le problème à résoudre est, en dernière analyse, le suivant : savoir si la méthode de sélection en plantes isolées présente ou non une efficacité supérieure à celle où l'on étudie des individus intégrés dans la luzernière, et donc modelés par le système de relations créées à l'intérieur de ce type de « société végétale ».

Pour essayer de résoudre ce problème, il fallait, tout d'abord, porter l'attention non plus sur l'individu mais sur le peuplement végétal (la luzernière), dans le but de connaître sa structure et les mécanismes qui la régulent.

Après de nombreuses expériences, nous sommes parvenus à la définition d'un modèle de luzernière. Sur la base de ce modèle et prenant en compte les exigences des différents types d'agriculture, on a pu définir l'idéotype d'une plante de luzerne.

I. — Analyse de la structure de la luzernière

Une pépinière est un champ de luzerne constitué d'individus isolés; une luzernière est un couvert végétal où les individus interfèrent entre eux.

D'après HARPER (1961), le terme interférence exprime les contraintes qui sont causées par la proximité de voisins et en général par les organismes qui s'alimentent au même niveau trophique.

La luzernière est une structure (latin « structura », issu de « struere » qui signifie construire) qui se renouvelle d'une coupe à l'autre; elle est une unité organique de végétation dont les composantes (les plantes) sont liées par un système de relations dynamiques.

L'analyse structurelle d'une luzernière peut être réalisée de deux manières différentes :

- au moment de chaque coupe; c'est une analyse de type horizontal, synchrone;
- à travers l'ensemble des coupes; cette analyse est du type vertical, diachronique.

On a effectué les deux types d'analyse, soit au niveau statistique, soit au niveau de l'organisation.

I. — *Analyse synchronique*

L'analyse statistique d'une luzernière à un moment donné (10 p. 100 de floraison) donne la possibilité de connaître la production moyenne, la variance et l'effectif global.

La figure 1 représente la courbe de distribution de la matière sèche d'une luzernière à la première coupe. La distance entre les plantes était de 1,5 cm, l'effectif de la population de 4000 plantes. A droite de la courbe, il y a le pourcentage d'individus ayant un poids sec supérieur à la moyenne ($\bar{x}$) plus une fois

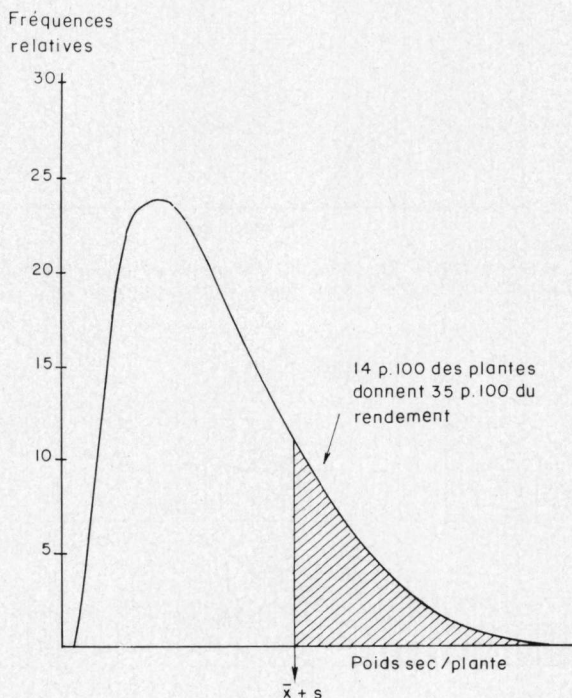


FIG. 1. — *Distribution du poids sec par plante à la première coupe.*
Cultivar « Cantoni ». Distance sur la ligne 1,5 cm. Effectif de la population 4 000 plantes.

l'écart type (s), et le pourcentage de leur participation à la production totale de la luzernière. Dans ce cas, à la première coupe, 14 p. 100 des individus contribuent pour 35 p. 100 à la production totale. La forme de la courbe est déséquilibrée vers les individus les plus faibles.

La figure 2 montre une courbe concernant des plantes isolées (70×70 cm). Cette courbe présente une meilleure symétrie : 25 p. 100 des individus donnent 41 p. 100 de la production totale.

L'analyse de l'organisation est réalisée par l'étude d'une tranche de la luzernière. La figure 3 représente l'organisation topographique, à la première coupe, d'une ligne à l'intérieur de différentes luzernières. Cette figure illustre les données de deux populations (B et F), et de leur mélange binaire. La distance entre les

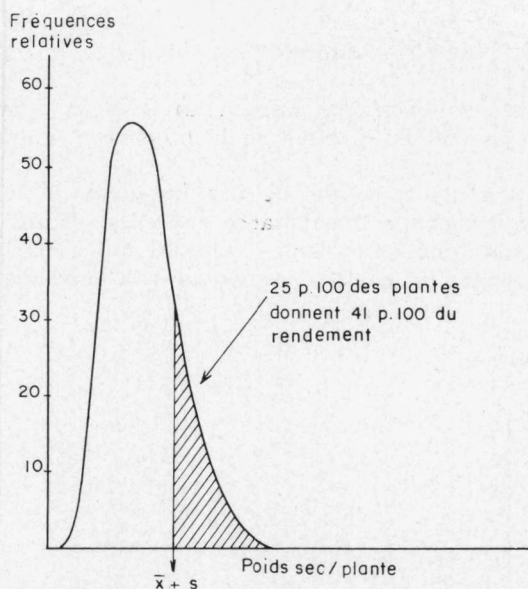


FIG. 2. — Distribution du poids sec par plante à la première coupe. Cultivar « Cantoni ». Plantes isolées. Effectif de la population 200 plantes.

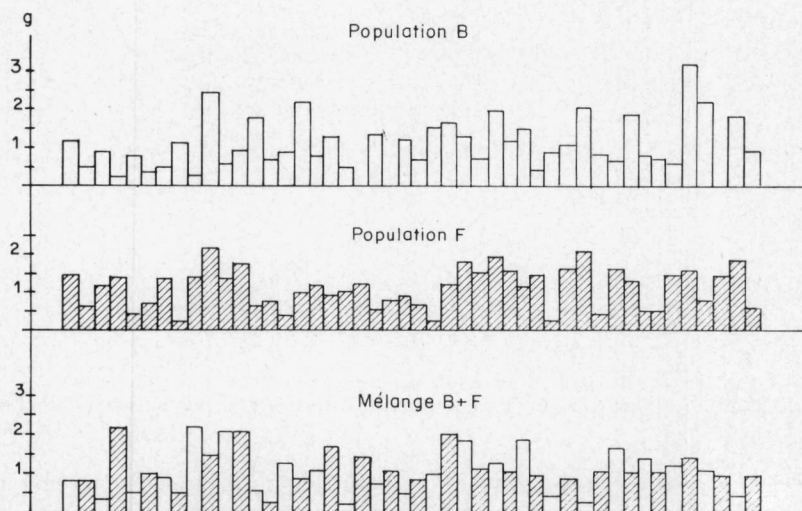


FIG. 3. — Organisation topographique à la première coupe d'une ligne de 64 cm à l'intérieur de trois luzernières différentes (B, F, B + F). En abscisses, la position des individus; en ordonnées leur poids sec en grammes. Distance entre les individus 1,4 cm.

plantes sur la ligne est de 1,4 cm. L'ordre des individus sur les abscisses correspond à leur place sur la ligne; sur les ordonnées est indiqué leur poids sec en grammes. Cette figure montre bien que :

— la luzernière présente une structure horizontale, quelle que soit l'homogénéité génétique du matériel employé;

— soit dans les populations pures, soit dans leur mélange, entre les individus, il s'installe un système de relations qui se manifeste sous la forme d'une onde que nous pouvons appeler « onde d'interférence ». En bref, la structure d'une luzernière est telle que même les plantes non contiguës interfèrent entre elles.

2. — Analyse diachronique

Par ce type d'analyse, on peut connaître l'histoire de la luzernière à travers les coupes. Dans l'étude de l'évolution de la luzernière, il faut distinguer deux aspects; le premier concerne la production, le second concerne l'effectif. La production évolue avec les coupes et les années. La première coupe de chaque année

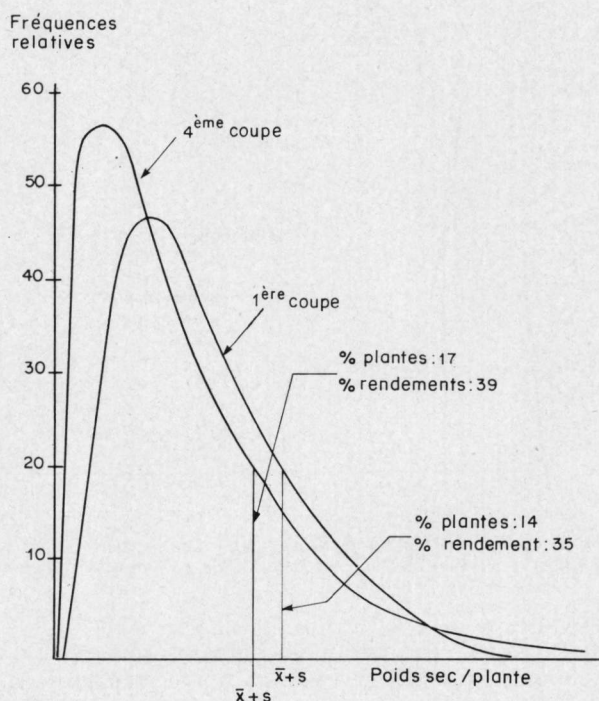


FIG. 4. — Évolution de la distribution du poids sec/plante de la première à la quatrième coupe. Cultivar « Cantoni ». Distance sur la ligne 1,5 cm. Effectif de la population 4 000 plantes.

est toujours la plus productive par rapport aux autres de la même année. L'évolution de l'effectif, par contre, est toujours régressive; à partir de la première coupe, on observe une réduction progressive de l'effectif.

La figure 4 donne les résultats de l'analyse au niveau statistique. Le matériel pris en exemple est le cultivar « Cantoni ». Cette figure montre la distribution de la matière sèche à la première et à la quatrième coupe. La comparaison de ces deux courbes indique, d'une manière très claire, le sens de l'évolution de la luzernière : il y a une augmentation, en pourcentage, des plantes faibles et étalées

de la distribution. En même temps, la moyenne est diminuée. Les nombres à droite du graphique complètent les informations sur l'évolution de la luzernière : à la quatrième coupe, la proportion des plantes ayant un poids sec supérieur à la moyenne plus une fois l'écart type est passé de 14 p. 100 à 17 p. 100. En même temps, la contribution de ces plantes au rendement est passée de 35 p. 100 à 39 p. 100. En plantes isolées, la courbe représentée par la figure 5 montre une évolution caractérisée par l'augmentation de la moyenne et de la symétrie. Les cultivars « Leonicensa », « Florida » et « Friulana » donnent les mêmes résultats.

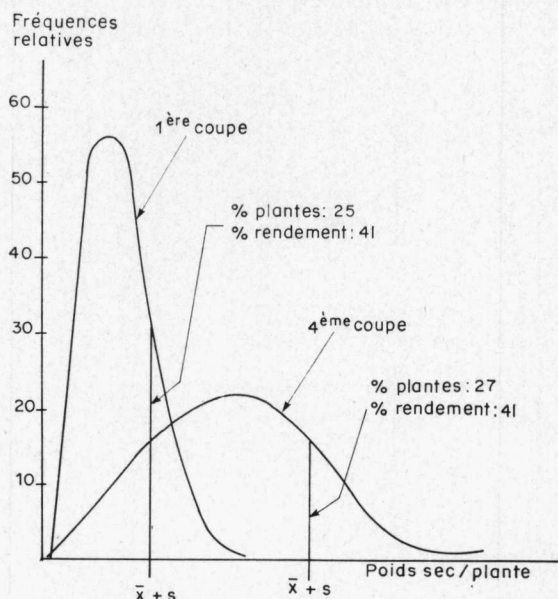


FIG. 5. — Évolution de la distribution du poids sec/plante de la première à la quatrième coupe. Cultivar « Cantoni ». Plantes isolées. Effectif de la population 200 plantes.

L'analyse diachronique au niveau de l'organisation est présentée dans la figure 6. Ce diagramme reproduit la situation d'une tranche de luzernière à différentes coupes. Le caractère étudié est le poids sec; le matériel est une famille issue de polycross (F). La comparaison des structures à différentes coupes indique que :

— la structure a évolué au cours des coupes, soit au niveau de la vigueur des plantes individuelles, soit au niveau de l'effectif;

— à la huitième coupe, les modifications de la structure les plus importantes concernent surtout l'effectif;

— les plantes les plus vigoureuses aux deux premières coupes sont, en moyenne, les plus persistantes. Cela revient à dire que la mortalité n'est pas aléatoire et que, en conditions égales de résistance aux maladies, la persistance d'un individu est conditionnée, en grande partie, soit par sa vigueur, soit par sa position dans la structure de la luzernière.

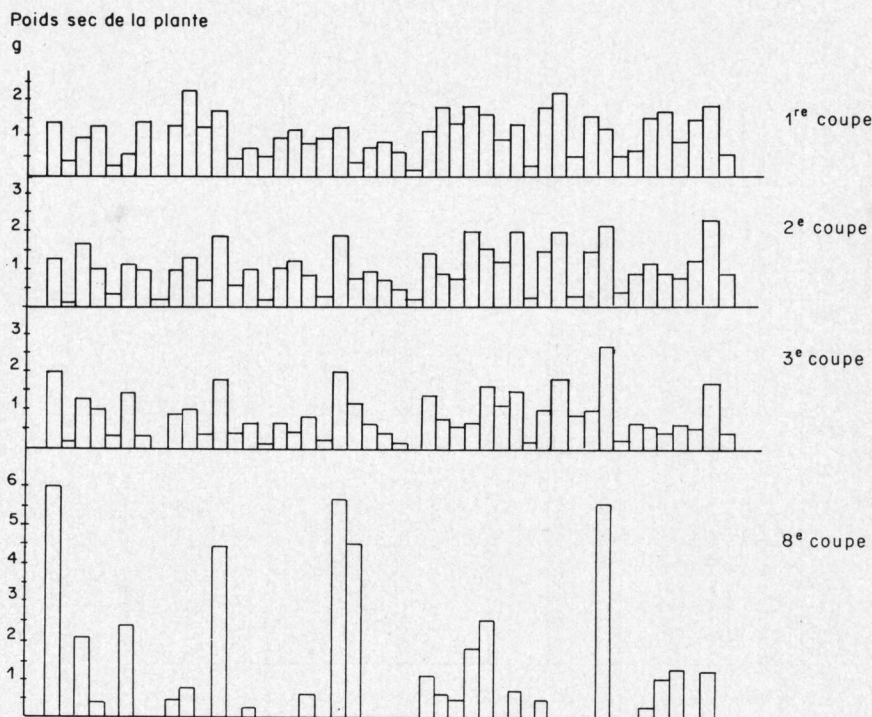


FIG. 6. — Évolution de la structure d'une tranche (ligne de 64 cm) de la luzernière (population F).
En abscisses, la position des individus; en ordonnées, leur poids sec en grammes.
Distance entre les individus 1,4 cm

La figure 7 représente une tranche de luzernière constituée d'un mélange binaire. Les composants de ce mélange sont une famille polycross (F) et un cultivar (B). On observe la même dynamique évolutive que dans la population pure. L'évolution de l'effectif est différente pour les deux composants : à la première coupe, l'effectif était le même pour chacun d'eux (rapport 1 : 1); à la huitième coupe, le rapport entre les deux composants est devenu environ 2 : 1. Sur la base de ces données, on serait amené à dire que le partenaire B est moins persistant que F; or cette conclusion n'est vraie qu'en partie : elle doit être complétée par l'information qui découle du tableau 1, lequel présente les valeurs de la persistance à la huitième coupe de 5 populations en pur, en mélanges binaires et en mélange global. La population F en pur, par exemple, manifeste une persistance de 52 p. 100. tandis que dans ses mélanges binaires ces valeurs varient de 60 à 74 p. 100 et en mélange global cette valeur atteint 76 p. 100. Par contre, la population B en pur a une valeur de persistance de 30 p. 100, tandis qu'en mélange binaire les valeurs varient de 18 à 35 p. 100 et en mélange global cette valeur est de 26 p. 100. En somme l'ensemble des données montre que :

— à l'intérieur d'un mélange binaire, la persistance d'une population est conditionnée par le partenaire;

— à l'intérieur d'un mélange complexe, la persistance d'une population est

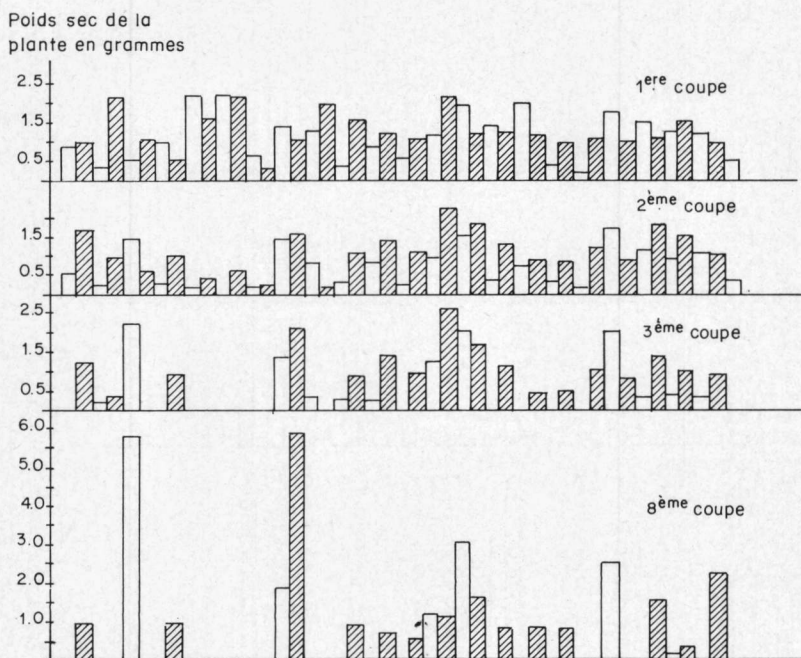


FIG. 7. — Évolution de la structure d'une tranche (ligne de 64 cm) de la luzernière (mélange B + F).
En abscisses, la position des individus; en ordonnées, leur poids sec en grammes.
Distance entre les individus 1,4 cm

TABLEAU I

Pourcentage de persistance à la 8^e coupe.
Distance entre les plantes sur la ligne 1,4 cm

Populations	Parcelle pure	Mélanges binaires		Mélange global
		min.	max.	
B	30	18	35	26
C	43	20	46	38
D	50	25	66	43
E	36	11	46	28
F	52	60	74	76
Moyenne	42	27	53	42

le résultat du contexte créé par l'ensemble des différents composants. Il est bon de remarquer que le mélange complexe est une imitation satisfaisante de la luzernière.

Sur la base des données en plantes isolées (où la persistance est presque

totale), or pourrait faire l'hypothèse que toutes les plantes ont à peu près la même persistance, à condition qu'elles soient coupées au même stade biologique.

Les données très variables enregistrées sur la parcelle pure ne sont pas en contradiction avec cette hypothèse, car la coupe effectuée le même jour pour toutes les populations désavantage les moins précoces.

Si cette hypothèse est valable, il semble possible de dire que le facteur qui joue un rôle majeur sur l'évolution démographique d'une luzernière est le degré d'hétérogénéité génétique de la population employée pour l'installation de la luzernière. DEMARLY (1957) a trouvé que les effets de la coupe sont en rapport avec le stade biologique des plantes : la longévité d'une plante est déterminée, en grande partie, par le niveau des réserves accumulées dans les racines au moment de la coupe, ce stockage dans les racines étant maximum à la floraison. Or, une base génétique large entraîne une forte variabilité dans la population pour la précocité, et par conséquent les plantes, au moment de la coupe, présentent un niveau de récupération des réserves très variable. Les plantes qui n'ont pas récupéré suffisamment sont, en moyenne, plus sensibles aux effets de la coupe. Si l'on rappelle que la mortalité se manifeste surtout au moment de la repousse, les plantes qui n'ont pas récupéré suffisamment ne sont pas capables, en moyenne, d'assurer le stade de repousse. Ce fait explique assez bien pourquoi l'évolution démographique des mélanges est plus marquée que celle des populations pures coupées au même stade biologique.

II. — Étude expérimentale des types de relations sociales entre les individus d'une luzernière

I. — *Cellule et groupe d'interférence*

Les nombreuses expériences réalisées à Lodi (ROTILI, 1968, 1970; ROTILI et ZANNONE, 1970, 1971, 1975; ROTILI, ZANNONE et JACQUARD, 1976) ont permis non seulement de définir et de décrire la luzernière, mais aussi de comprendre pourquoi une luzernière possède ce type particulier de structure. Il n'est pas possible de présenter les données de tous les essais. Pour donner une idée de la quantité de travail effectué, il suffit de dire qu'on a étudié au total 42 populations en pur, 35 mélanges binaires, un mélange à 3 composants, un à 4, un à 6, un à 10 et un à 12 composants. L'étude des mélanges binaires a permis de mettre en évidence le type des relations qui s'installent entre les individus, et d'analyser la dynamique des facteurs en jeu tout au long de l'évolution liée aux coupes.

Avant de présenter ces résultats, il est utile de définir le groupe d'interférence et la cellule d'interférence.

Le groupe d'interférence est l'ensemble des individus qui interfèrent entre eux par contiguïté ou par effet d'ombrage. L'effectif d'un groupe augmente depuis la repousse jusqu'à la coupe.

La cellule d'interférence est le volume occupé par les individus d'un groupe d'interférence. Les dimensions de la cellule augmentent à partir de la repousse jusqu'à la coupe.

Il faut remarquer que ces définitions concernent seulement la partie aérienne de la luzernière. Quant à la partie souterraine, bien que la structure demeure presque constante d'une coupe à l'autre, il y a pourtant une certaine évolution à travers les coupes.

Le but principal des recherches était de connaître sous quelle forme s'extériorisent les relations entre les individus associés dans une cellule d'interférence : compétition, coopération, opposition ou neutralisme. C'est en tenant compte de l'existence de ces différents types de relations qu'on décidera dans un schéma de sélection, s'il est important de prendre en charge les effets de l'association (effets de groupe d'après GRIFFING, 1967).

2. — Matériel et méthodes d'analyse

Afin de ne pas alourdir ce texte nous résumerons seulement les principaux aspects des deux dernières expériences implantées suivant un schéma expérimental qu'on peut appeler « diallèle écologique » (fig. 8).

— *Expérience en caissette* : 4 familles S_0 de même vigueur mais de précocité différente. L'expérience comprenait deux niveaux hydriques (normal et réduit à 50 p. 100), deux types de culture (monoculture et mélange binaires). On a mesuré le poids sec, la hauteur, la floraison, la mortalité. La distance entre les plantes sur la ligne était de 0,6 cm. On a effectué 20 coupes.

Monocultures	(1)	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
	(2)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
	(3)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	(4)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mélanges binaires	(1) + (2)	×	○	×	○	×	○	×	○	×	○	×	○	×
	(1) + (3)	×	—	×	—	×	—	×	—	×	—	×	—	×
	(1) + (4)	×	+	×	+	×	+	×	+	×	+	×	+	×
	(2) + (3)	○	—	○	—	○	—	○	—	○	—	○	—	○
	(2) + (4)	○	+	○	+	○	+	○	+	○	+	○	+	○
	(3) + (4)	—	+	—	+	—	+	—	+	—	+	—	+	—

FIG. 8. — Schéma d'un dispositif « diallèle écologique ».

— *Expérience en pleine terre* : 6 populations, dont 4 familles S_0 et 2 variétés commerciales : « Europe » et « Florida »; donc 6 monocultures et 15 mélanges binaires. Les 6 populations ont été étudiées aussi en mélange global. La distance entre les plantes sur la ligne était de 1,4 cm. On a effectué 10 coupes.

L'analyse des données a été réalisée par différentes approches :

— mesure des *réponses plastiques* (JACQUARD, 1972) lesquelles sont la réponse directe des populations aux changements de l'environnement; elles représentent la plasticité phénotypique des populations. Les réponses plastiques ont été mesurées par le rapport :

$$\frac{\text{performance en mélange}}{\text{performance en culture pure}} - 1$$

L'association de populations (ou d'individus) peut produire les situations suivantes :

compétition (+ —), quand une population (ou individu) profite au détriment de l'autre; dans ce cas il y a compensation stricte quand dans une association binaire le gain d'une population est égal à la perte de l'autre;

opposition (— —), lorsque les deux populations sont déprimées;

coopération (+ +), lorsque les deux populations gagnent toutes les deux;

neutralisme (o o), lorsque le développement des populations en mélange demeure le même qu'en culture pure.

— mesure des *effets directs et associés* (CHALBI, 1967, GRIFFING, 1967). L'effet direct est le rendement moyen d'une population en présence des autres, comparé avec son rendement en culture pure; l'effet associé est le rendement moyen des partenaires de chaque population, comparé avec le rendement moyen de toutes les cultures pures. L'effet direct est défini aussi comme « effet producteur » tandis que l'effet associé comme « effet partenaire »;

— *analyse diallèle* des résultats selon le modèle de HAYMAN (1954) et le modèle de GALLAIS (1970) utilisé par ASSEMAT (1977).

— mesure de la performance du *mélange par rapport au meilleur des deux partenaires* en culture pure, en employant la formule

$$\left(\frac{\text{mélange}}{\text{meilleur partenaire en culture pure}} - 1 \right) \cdot 100$$

3. — Résultats

L'existence généralisée de situations de compétition a été constatée soit dans l'expérience en caissettes, soit dans celle en pleine terre comme le montrent les figures 9 et 10. On y trouve parfois des phénomènes de compensation non stricte.

En ce qui concerne les effets directs et associés, les deux expériences donnent

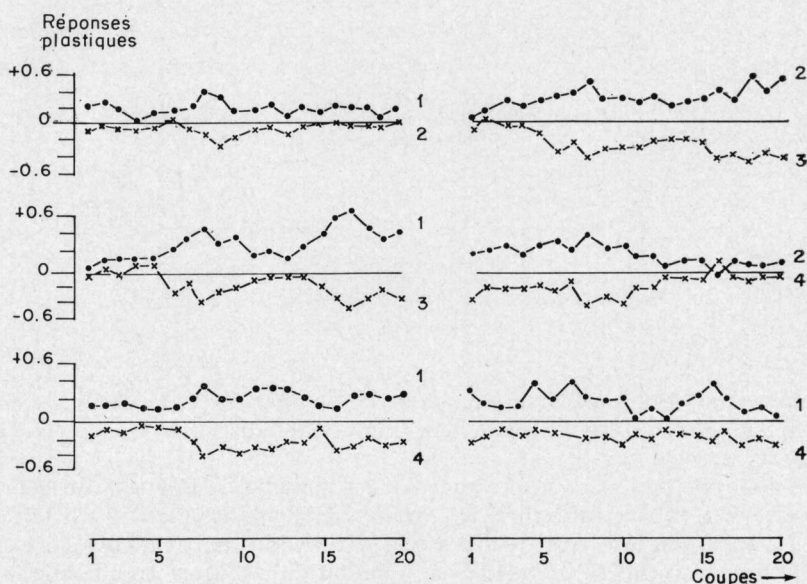
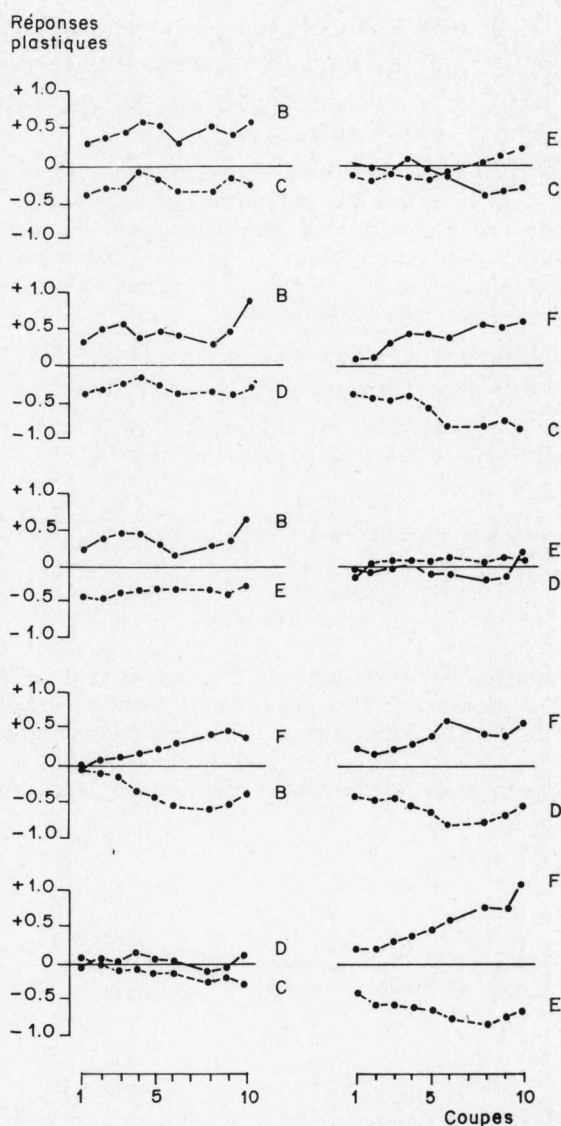


FIG. 9. — Évolution des réponses plastiques. Essai en caissettes (ROTILI et al., 1976).



les mêmes résultats : pour chaque population un effet direct positif s'accompagne d'un effet associé négatif et vice-versa; plus l'effet direct est fort, plus fort est aussi l'effet associé (fig. 11 et 12).

Les résultats de l'analyse effectuée par les modèles de HAYMAN et de GALLAIS ont été résumés dans le tableau 2. D'après le modèle de HAYMAN, l'aptitude générale à l'association est très significative, l'aptitude particulière n'est jamais significative, l'aptitude générale à la domination est très significative.

L'analyse effectuée par le modèle de GALLAIS montre que, après la correction

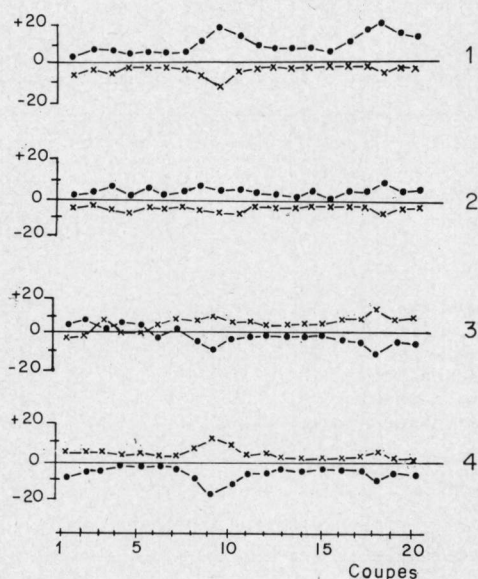


FIG. 11. — Évolution des effets direct et associé au cours de 20 coupes. Essai en caissettes. d_i : effet direct; d_a : effet associé (ROTILI et al., 1976).

● — d_i
 × --- × d_a

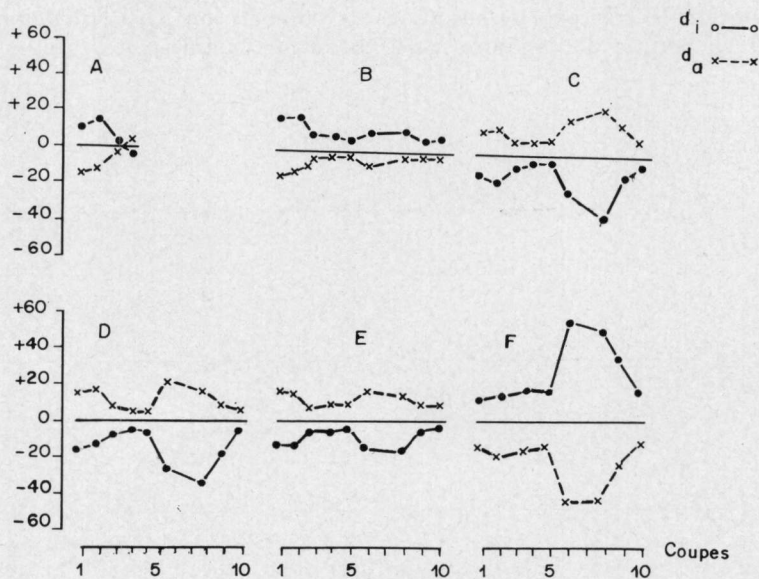


FIG. 12. — Évolution des effets direct et associé au cours de 10 coupes. Essai en pleine terre. d_i : effet direct; d_a : effet associé (ROTILI et al., 1976).

● — d_i
 × --- × d_a

TABLEAU 2

Signification des paramètres de l'analyse diallèle. Essai en pleine terre

Paramètres	Modèle employé	
	HAYMANN	GALLAIS
Aptitude générale à l'association	**	**
Aptitude particulière à l'association	n.s.	n.s.
Aptitude générale à l'association corrigée	n.c.	n.s.
Aptitude générale à la domination	**	**
Aptitude particulière à la domination	n.s.	n.s.
Aptitude générale à la domination corrigée	n.c.	**

** : significative au niveau 1 p. 100.

n.s. : non significative.

n.c. : non calculé.

par les valeurs en culture pure, seule l'aptitude générale à la domination demeure significative. Cela est bien expliqué par l'existence généralisée de situations de compétition.

En général, les mélanges ne sont pas supérieurs au meilleur des deux partenaires (fig. 13 et 14). C'est la conséquence du fait qu'il n'apparaît pas de situations de coopération et très peu de situations de compétition avec surcompensation, les seules en mesure de conduire à des mélanges valables.

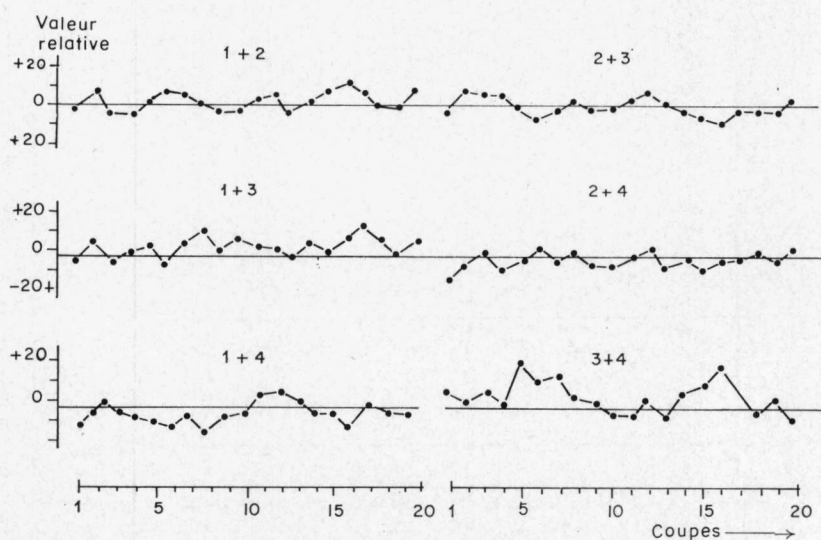


FIG. 13. — Évolution de la valeur relative des mélanges par rapport au meilleur des deux partenaires en culture pure. Essai en caissettes (ROTILI et al., 1976).

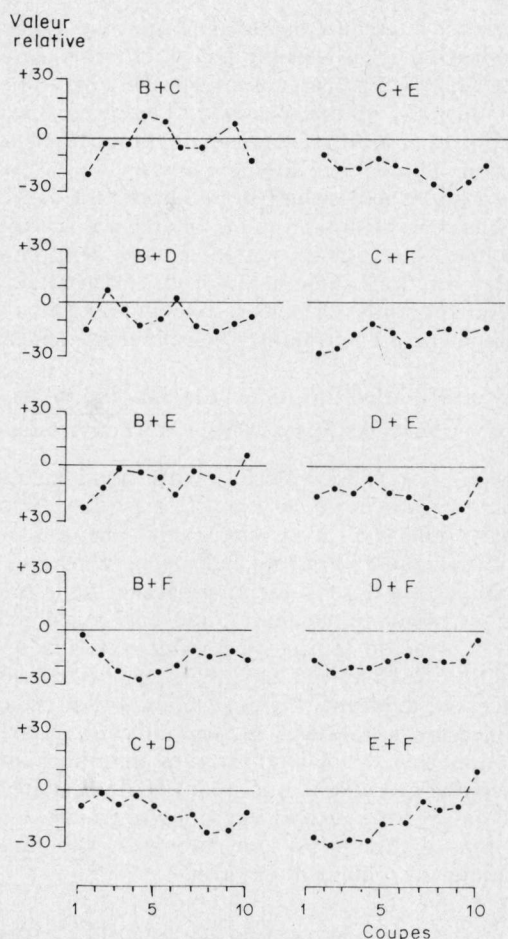


FIG. 14. — Évolution de la valeur relative des mélanges par rapport au meilleur des deux partenaires en pur. Essai en pleine terre (ROTILI et al., 1976).

En conclusion, les effets de l'association correspondent à des situations de compétition. La structure de la végétation d'une luzernière est donc le résultat de ces effets de compétition entre individus.

III. — Interprétation de l'interférence biologique et explication des mécanismes d'évolution de la luzernière

I. — Notion de densité biologique

Les résultats présentés sont expliqués par la plupart des chercheurs de la manière suivante : les individus (ou les populations) qui gagnent en mélange par rapport à la parcelle pure, possèdent une bonne aptitude à la compétition. Cette hypothèse n'est pas en accord avec les données expérimentales. On a vu

qu'un individu en mélange augmente ou diminue son rendement suivant la vigueur du partenaire. Par conséquent, il n'existe pas d'individus qui soient « en valeur absolue » très compétitifs ou très peu compétitifs. De plus, qu'est ce que le partenaire d'un individu? Ce n'est qu'une partie de l'environnement de cet individu. Notre hypothèse explicative du phénomène de l'interférence entre les plantes est basée sur la notion de « densité biologique ».

YAMADA et HORIUCHI (1960) en ont donné la définition suivante : la densité biologique est égale à la densité numérique pondérée par la vigueur des individus.

Cette définition n'est pas satisfaisante car elle ne prend en considération que la plante. On devrait tenir compte aussi de l'environnement, et pour cela je propose la définition suivante : la densité biologique, soit d'une cellule d'interférence soit d'une luzernière, est le rapport de la biomasse effective sur la biomasse potentielle :

$$\frac{\text{biomasse effective (demande des individus)}}{\text{biomasse potentielle (disponibilité de l'environnement)}}$$

Ce rapport varie de 0 à 1. La valeur 0 correspond au moment juste après la coupe, lorsque la biomasse aérienne n'existe pas; la valeur 1 est le résultat du fait que la biomasse effective, à un moment donné, exploite tout ce qui est disponible dans l'environnement. Pour les valeurs proches de 1, les plantes entreront rapidement en crise, dans le sens que la croissance de la biomasse est stoppée. Dans ces conditions, on pourrait constater une croissance réduite d'un nombre limité d'individus et, en même temps, une réduction très sensible de l'effectif. Il faut noter que l'action de l'environnement est réglée très souvent par l'action d'un seul facteur (facteur limitant) : l'eau pendant l'été, par exemple.

Pour ce qui concerne la lumière, la disponibilité, pour chaque individu d'une luzernière, est fonction de sa hauteur. Les individus qui sont très courts, par rapport à leurs voisins, reçoivent une quantité de lumière fortement réduite. Il est assez facile de comprendre que ces individus se trouvent dans des conditions ne leur permettant plus d'augmenter leur biomasse. Ces individus se trouvent à une densité biologique de valeur 1 environ.

En conséquence :

— pour une plante, une cellule d'interférence, une luzernière, l'optimum des conditions de culture correspond à des valeurs de la densité biologique inférieures à 1;

— pour les populations bien équipées sous l'angle génétique, les valeurs du dénominateur (les disponibilités) doivent être élevées si l'on désire exploiter au mieux leurs potentialités productives; autrement, la densité biologique, en montant très vite vers la valeur 1, empêche l'augmentation de la biomasse.

On pourrait supposer que pour chaque population il existe un environnement idéal; cet environnement est celui qui permet l'extériorisation totale des potentialités de la population. C'est par la densité biologique qu'on peut expliquer la réduction de la variabilité entre populations pendant l'été en conditions de sécheresse.

2. — *Interprétation de l'interférence par la densité biologique*

Si un individu (ou une population) en conditions égales de densité numérique, donne en mélange un rendement supérieur à celui de sa parcelle pure, la raison réside dans le fait que cet individu trouve dans le mélange une densité biologique

(selon la définition que nous en avons proposé) plus faible que celle de la parcelle pure. Ce n'est pas une question d'aptitude à la compétition. Nous pouvons dire que c'est un effet partenaire, mais en précisant que le partenaire d'une plante n'est autre que l'environnement biologique de cette plante, et son effet s'extériorise sous forme d'effet densité.

Pour un individu qui en mélange donne un rendement inférieur à celui de sa parcelle pure il faut faire le même type de raisonnement.

Au niveau de la luzernière, on peut illustrer cette interprétation de la manière suivante : à la levée et/ou après chaque coupe, les individus qui montent plus vite dans les premiers dix jours se trouvent avantagés par rapport à leurs voisins. L'individu le plus vigoureux interfère beaucoup avec tous les autres individus de la même cellule d'interférence, surtout en ce qui concerne la lumière. Cet individu s'étale au-dessus des autres qui reçoivent une quantité réduite de lumière : il occupe une position d'hégémonie qui se renforce à travers le temps. Lors de la coupe, le poids sec de chaque individu est conditionné par la différence de densité biologique entre la cellule d'interférence réelle à laquelle l'individu appartient (mélange) et la cellule théorique représentée par des individus tous égaux à celui considéré (parcelle pure).

Si cette dynamique à l'intérieur de la luzernière est réelle, l'hétérogénéité génétique, qui donne naissance à un nombre indéfinissable de micromilieus (l'unité étant la cellule d'interférence), et donc à des valeurs correspondantes de densité biologique, reste la cause première des situations de compétition.

Les situations de compétition expliquent bien pourquoi :

- la luzernière possède une structure stratifiée;
- un mélange de variétés n'est jamais supérieur à la variété la plus productive en parcelle pure;
- la mortalité est une fonction de l'hétérogénéité génétique de la population; la mort d'une plante est le résultat final du retard accumulé à travers les coupes;
- la mortalité n'est pas aléatoire, bien que sa répartition dans la luzernière puisse être régulière.

3. — *Liaison entre densité biologique et charge phénotypique*

DEMARLY (1975) a essayé d'interpréter l'interférence entre les plantes au moyen de la notion de charge (l) :

$$l = \frac{|g_i - g|}{g_i}$$

g = situation réelle.

g_i = situation idéale.

En termes de biodynamique, la charge est formulée de la manière suivante : à un instant donné, tout développement biologique tend à annuler sa charge. Ce principe, au niveau des relations sociales des végétaux, s'extériorise dans le sens que dans l'ensemble g chaque élément déforme sa fibration pour adopter une morphologie plus proche de g_i (DEMARLY, 1975). Chaque modelé, à chaque saison, apparaît comme la résultante des tentatives élémentaires de rapprochements vers l'idéotype qui est g_i .

D'après DEMARLY, les trois paramètres caractérisant un individu dans ses relations sociales sont, à un instant donné :

- la charge moyenne du groupe d'interférence auquel il appartient;
- sa charge individuelle relativement à celle du groupe;
- sa quantité et sa qualité d'information mobilisable.

Dans la charge moyenne d'un groupe d'individus.

$$\bar{l} = \frac{|g_i - \bar{g}|}{g_i}$$

la tendance vers g_i entraîne des déformations plastiques des individus. D'après les principes énoncés, les plus proches de g_i , autrement dit ceux qui ont, à un instant t , la valeur sélective la plus avantageuse, vont jouer un rôle dominateur vis-à-vis de ceux qui ont la charge individuelle la plus forte. Ceci revient à dire que, d'après cette théorie, les individus dominateurs sont ceux qui ont une charge plus faible par rapport à la charge moyenne du groupe.

Cette version de la notion de charge trouve une liaison fonctionnelle avec la notion de densité biologique. Cette liaison peut être résumée de la manière suivante : la biomasse d'un groupe d'individus engendre une densité biologique moyenne dans leur cellule d'interférence. La variabilité des charges individuelles, à l'intérieur du groupe, donne naissance à une variabilité des valeurs de densité biologique à l'intérieur de la cellule d'interférence. C'est à la variance des densités biologiques à l'intérieur de la cellule qu'il faut attribuer la cause des déformations plastiques lesquelles, chez la Luzerne, sont l'expression de situations de compétition. La charge est donc le moteur de la densité biologique en même temps que son résultat.

Dans le cas où la charge moyenne ($\bar{l}$) du groupe est très faible, on aura une bonne homogénéité génétique de l'ensemble. A ce moment, on aura aussi une bonne homogénéité des valeurs de densité biologique à l'intérieur de la cellule d'interférence et, par conséquent, les situations de compétition auront des valeurs très basses. Nous pouvons alors considérer qu'à la limite, de telles situations correspondent au « neutralisme » (0 0) : l'individu A en mélange avec B donne la même performance que A en parcelle pure; l'individu B en mélange avec A donne la même performance que B en parcelle pure. Il faut noter que, sur la base de la notion de charge, nous pouvons parvenir à la conclusion que pour avoir des variétés de luzerne performantes, leur charge doit être faible; ceci surtout à cause du fait que la coupe est le facteur le plus perturbant. Une variabilité génétique importante pour la repousse et la floraison représente un facteur défavorable vis-à-vis de la longévité. Cette variabilité entraînerait automatiquement des réponses très variées des plantes après la coupe, à cause de leur différent degré de récupération en réserves racinaires. Cet aspect est un des facteurs les plus importants dans l'évolution de la luzernière.

IV. — Conséquences pour le choix du modèle variétal, des méthodes et techniques de sélection

1. — *Le modèle variétal*

Les résultats de l'analyse structurelle de la luzernière et leur interprétation conduisent à un certain nombre de conséquences sur le plan opérationnel de l'amélioration de la Luzerne. Ces conséquences concernent le choix du modèle variétal, des méthodes et des techniques de sélection.

Le choix du modèle variétal devrait prendre en compte surtout deux facteurs : la structure optimale de la luzernière et le type d'agriculture à laquelle le matériel végétal est destiné.

Pour ce qui concerne la structure de la luzernière, sur la base de nos résultats l'optimum est représenté par une *structure monostratifiée* car cette structure, étant la plus résistante aux coupes, possède une longévité plus élevée. En termes, de relations sociales, cela signifie qu'il faut travailler dans le sens d'une minimisation de la compétition entre les individus. Ce résultat ne peut être atteint qu'à condition que la variété soit assez homogène, au moins pour les caractères suivants : repousse, vitesse de développement et floraison.

Partant de cette condition de base, il faudrait s'interroger sur le type d'agriculture dans laquelle les nouvelles variétés devraient être employées. On peut affirmer, d'une manière générale :

— qu'une agriculture très poussée et bien organisée a la possibilité de prévoir et de contrôler, pour une bonne part, les facteurs du milieu. Dans ce cas, le modèle variétal optimum devrait être caractérisé par une homogénéité satisfaisante. Cela veut dire non seulement qu'il faut travailler en vue de monocultures, mais aussi que ces monocultures doivent être génétiquement assez homogènes;

— qu'une agriculture pauvre ou demi-pauvre, ou encore une agriculture de régions géographiques où le climat est très peu prévisible et très peu contrôlable, demandent des variétés assez souples et donc ayant une base génétique assez large. Vis-à-vis de ces conditions, dans un programme d'amélioration génétique, il serait bien de travailler en vue d'un matériel homogène, mais dans le but de sélectionner des « ensembles génotypiques » ayant des caractéristiques adaptées à répondre d'une manière positive aux variations du milieu.

2. — *Le rôle de l'autofécondation*

Pour mettre en place une luzernière ayant une structure qui s'approche le plus possible du *modèle monostratifié* il faut utiliser une variété suffisamment homogène, au moins pour les caractères repousse, vitesse de développement et floraison. La méthode d'amélioration la plus efficace pour réaliser ce type de variété est celle qui utilise l'autofécondation; ceci pour la raison que l'autofécondation permet d'homogénéiser le plus possible les caractères dont nous avons parlé, et de voir conservée cette homogénéité pendant les générations de multiplication de la nouvelle variété. Il faut préciser que, sur le plan pratique, l'homogénéisation complète n'est pas réalisable puisque la Luzerne est autotétraploïde

et que les effets d'interférence entre les individus, en amplifiant les différences, augmentent les difficultés à fabriquer une luzernière très homogène.

Une luzernière est très productive si elle est à la fois persistante et vigoureuse.

Pour ce qui concerne la vigueur, au départ, on a pris en compte une hypothèse de travail qui reposait sur la possibilité de cumuler un certain nombre d'éléments liés au rendement au cours de la phase d'autofécondation. Ceci revient à dire qu'on a attribué à la phase d'autofécondation soit le rôle d'analyse des caractères et d'homogénéisation, soit le rôle de constitution, par concentration, des structures génétiques plus favorables du point de vue de la vigueur. Nos résultats expérimentaux ont mis en évidence que l'autofécondation, combinée à la sélection en condition d'interférence entre les individus, joue un rôle très important dans ce sens.

3. — Méthodes et techniques de sélection

Comment devons-nous opérer pour la réalisation d'un programme d'amélioration de la Luzerne suivant les principes exposés? Quelles sont les techniques les plus efficaces à employer dans le choix des plantes mères et dans le test des descendances?

Pour ce qui concerne les plantes mères, le choix se fait normalement sur plantes isolées. Cette façon de procéder est-elle appropriée pour donner des résultats positifs au niveau de la luzernière? Pour obtenir une réponse, il fallait mesurer l'efficacité de cette technique.

Les résultats de nos expériences concernent les différents aspects du problème :

- les composantes du rendement et la prévision du rendement en culture dense à partir des observations en plantes isolées;
- l'importance de la densité, des dispositifs et du matériel utilisé dans l'estimation des paramètres génétiques.

En ce qui concerne les composantes du rendement (fig. 15), les deux caractères, hauteur et nombre de tiges, réagissent d'une façon différente aux variations de la densité. Le nombre de tiges réagit le premier et d'une manière très nette, tandis que la hauteur ne réagit qu'aux densités bien supérieures à 300 plantes par mètre carré.

Pour mieux préciser l'importance du nombre de tiges par rapport au rendement, nous avons effectué, tous les trois jours, le comptage des tiges sur 5 familles. On a trouvé qu'en plantes isolées la production de nouvelles tiges est continue jusqu'à l'émission des premières fleurs; à la densité de 100 plantes par mètre carré (dispositif 10 × 10 cm), le maximum de production de nouvelles tiges se situe au onzième jour après la coupe. Quand la lumière commence à manquer au niveau de la base des plantes, le nombre de tiges diminue. Il est d'ailleurs connu que dans une luzernière en bon état le nombre de tiges par plante varie généralement de 1 à 3 environ.

La conclusion semble être la suivante : en plantes isolées, c'est-à-dire dans une pépinière, les facteurs principaux du rendement sont le nombre de tiges et la hauteur; en culture dense, c'est-à-dire dans une luzernière, les facteurs principaux sont la hauteur et la grosseur des tiges; GUY *et al.* (1971) sont parvenus à la même conclusion.

Tout ceci explique bien pourquoi nous avons trouvé une très faible correspondance entre les classements du rendement de 19 clones en plantes isolées

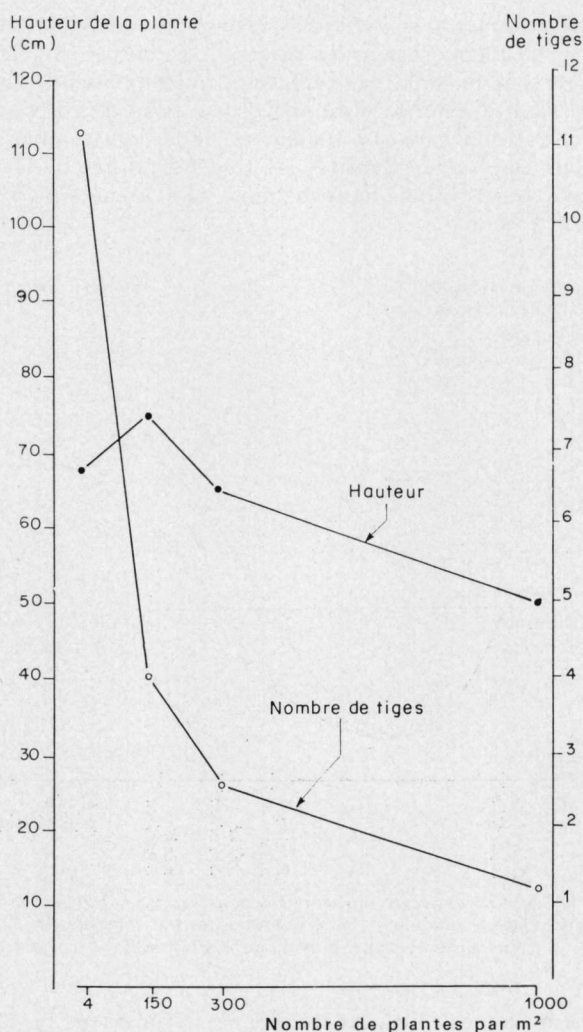


FIG. 15. — Sensibilité des caractères à la densité (ROTILI *et al.*, 1975).

et en culture dense. Une correspondance encore plus faible existe entre le classement pour la hauteur en plantes isolées et le classement pour le rendement en culture dense.

En bref, il est difficile de prévoir le rendement d'une plante ou d'une population de luzerne en culture dense à partir des observations en plantes isolées. Il faut remarquer qu'en plantes isolées, l'effet coupe est presque nul. En culture dense, au contraire, la coupe est très sélective.

En conclusion, pour installer une luzernière exploitable sans dommages au début floraison (10 p. 100 de floraison), moment qui représente le compromis optimal entre qualité et production, il faut semer une variété dont les plantes mères ont été choisies en culture dense au stade bouton bleu. Dans ces conditions

nous pouvons sélectionner des individus vigoureux et ayant, en même temps, une vitesse élevée de récupération des réserves racinaires (fig. 16).

En ce qui concerne le choix des caractères qui répondent le mieux à la sélection, c'est la question de l'héritabilité (h^2) qui se pose. D'après nos résultats, les estimations varient en fonction non seulement de la densité mais aussi des dispositifs utilisés. Pour une même densité, les résultats diffèrent si l'on utilise, par exemple, la parcelle pure plutôt que le mélange. Les données de h^2 sont présentées dans les tableaux 3 et 4.

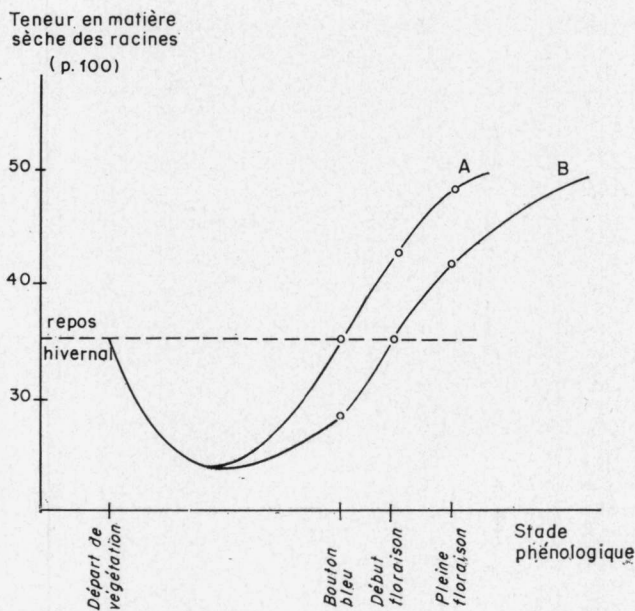


FIG. 16. — Schéma d'évolution des réserves racinaires dans deux types différents de plantes (A et B). La courbe A représente le modèle des plantes retenues par sélection en culture dense à Lodi. La courbe B représente le type moyen de « Flamande » (DEMARLY, 1957.)

Le sens général de ces résultats est que les estimations de l'héritabilité sont presque les mêmes quand l'expérience est effectuée en absence d'interférence (plantes isolées) ou en présence d'interférence, de la même intensité, entre « génotypes » et à l'intérieur des « génotypes » (mélange de clones ou de familles sur la ligne).

Revenant à la question de savoir quels caractères répondent le mieux à la sélection, il semble correct d'affirmer que les héritabilités du poids sec et de la hauteur étant presque égales, soit en plantes isolées soit en mélange, le maximum d'efficacité est obtenu par le choix des plantes mères en culture dense sur la base du poids sec, c'est-à-dire du caractère qui représente l'expression globale de la valeur de la plante. Il est bon de rappeler que, par cette technique, la sélection en culture dense basée sur le rendement est en même temps une sélection pour la précocité. En effet, aux densités très fortes, il existe toujours une corrélation très élevée entre le rendement et le nombre d'inflorescences par plante.

Quant au test de descendance, pour avoir des informations assez précises sur les aptitudes à la combinaison, il est nécessaire de faire ce test en culture

TABLEAU 3

Valeurs de h^2 calculées sur 19 clones (ROTILI et ZANNONE, 1975)

	Matière sèche		Hauteur	
	Plantes isolées	Culture dense (mélange)	Plantes isolées	Culture dense (mélange)
1 ^{re} coupe	0,34	0,34	0,61	0,46
2 ^e coupe	0,43	0,39	0,44	0,43
3 ^e coupe	0,39	0,44	0,43	0,51
4 ^e coupe	0,40	0,42	0,57	0,43
Moyenne	0,39	0,39	0,51	0,45

TABLEAU 4

Valeurs de h^2 calculées sur 12 familles polycross (300 pl/m²) (ROTILI et ZANNONE, 1975)

	Matière sèche		Hauteur	
	Parcelle pure	Mélange	Parcelle pure	Mélange
1 ^{re} coupe	0,06	0,44	0,24	0,44
3 ^e coupe	0,04	0,44	0,28	0,40
4 ^e coupe	0,06	0,40	0,28	0,36
Moyenne	0,05	0,43	0,25	0,40

dense, c'est-à-dire dans des conditions assez proches de celles où les cultures sont utilisées. On objecte souvent que la culture dense en parcelle pure réduit les différences entre les descendance, et que pour ce motif il devient difficile d'effectuer une sélection. En effet, dans nos expériences, le coefficient de variation entre les familles, pour la matière sèche, est de 0,24 en plantes isolées et de 0,13 en culture dense en parcelle pure (300 pl/m²); mais il faut souligner que la capacité de discrimination en culture dense, en parcelle pure, dépend dans une bonne mesure des conditions d'exploitation et des dispositifs. Par exemple, si la culture dense en parcelle pure est faite en conditions optimales pour l'eau et les sels minéraux, nous aurons un coefficient de variation entre les familles peu différent de celui de la culture en plantes isolées. Il y aurait une deuxième manière d'augmenter le coefficient de variation entre les familles, en employant le dispositif « mélange » des familles.

La culture dense, en soi, n'est donc pas responsable de la réduction de la variabilité entre les descendance. Dans un test de descendance en parcelle pure, toutes les familles, vigoureuses ou non, vivent aux dépens de la même quantité d'eau et de sels minéraux. Il est logique de penser que les descendance les plus vigoureuses et les plus exigeantes se trouvent désavantagées, et on aura, par conséquent, une réduction des différences entre les familles. La cause de cette

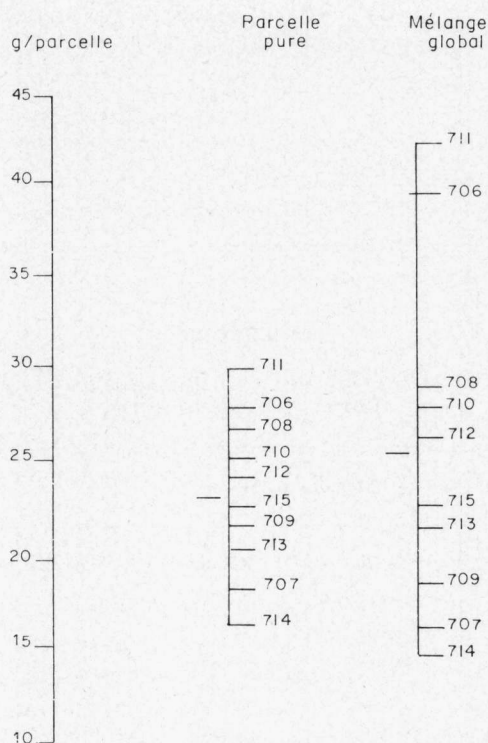


FIG. 17. — Classement par rang des hybrides doubles en culture pure et en mélange (distance sur la ligne 1,5 cm). Rendement en matière sèche. Moyenne de 8 coupes.

réduction, en parcelle pure, réside dans le fait que les familles se trouvent à la même densité numérique mais à des niveaux différents de densité biologique : les familles les plus vigoureuses se trouvent à une densité biologique plus forte que les familles les plus faibles.

De toutes manières, la difficulté de discriminer en culture dense ne peut pas être surmontée par l'artifice de l'étude en plantes isolées, car la capacité de discrimination doit nécessairement être accompagnée de la validité des classements.

A ce propos, il faut rappeler que les facteurs principaux du rendement en plantes isolées ne sont pas les mêmes qu'en culture dense et, par conséquent, les informations tirées des plantes isolées entraînent un taux élevé d'erreur. Si les familles à tester étaient homogènes pour le nombre de tiges, on pourrait sup-

poser une correspondance satisfaisante des classements en plantes isolées et en culture dense.

Considérant que la culture dense est la meilleure option, quel est le dispositif à employer : parcelle pure ou mélange? Les problèmes posés par le mélange concernent non seulement la capacité de production dont nous avons déjà parlé, mais aussi les aspects relatifs aux effets d'association entre descendance, car une variété synthétique n'est autre qu'un mélange de combinaisons. Il faut alors savoir si les descendance qui se sont montrées les meilleures en parcelle pure constitueront la meilleure variété synthétique.

D'après nos expériences, le dispositif en parcelle pure reste le meilleur, du fait qu'il donne une bonne information avec le minimum de difficultés techniques.

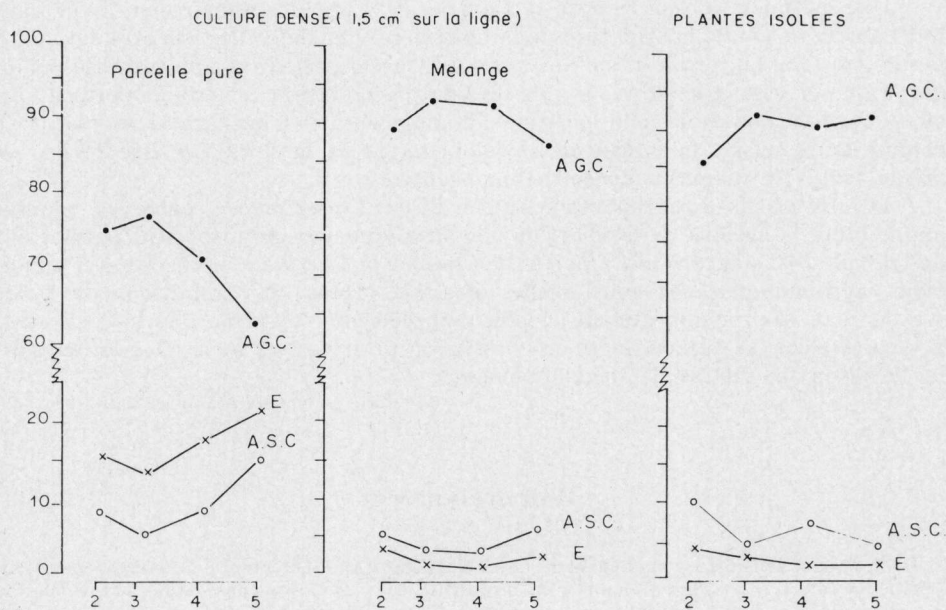


FIG. 18. — Proportion des diverses variances (A.G.C. + A.S.C. + E = 100) pour la production de matière sèche en culture dense (distance sur la ligne 1,5 cm) et en plantes isolées au cours des coupes.

La figure 17 en est une illustration. Le mélange global permet de mieux discriminer, mais cette technique est bien compliquée, et il faut d'ailleurs constater que les deux classements sont presque les mêmes. Ceci veut dire qu'il n'est pas nécessaire de prendre en compte les effets de l'association lorsque nous mesurons l'aptitude à la combinaison des parents. Le fait que le mélange global augmente la variabilité entre les descendance est tout à fait cohérent avec la logique des situations de compétition.

Par ailleurs, nous avons étudié l'importance des dispositifs sur le rapport entre l'aptitude générale à la combinaison (A.G.C.) et l'aptitude spécifique à la combinaison (A.S.C.). Nous avons mesuré ces paramètres en plantes isolées, en parcelle pure et en mélange total des descendance obtenues par croisement diallèle de 5 hybrides simples. Les résultats sont présentés dans la figure 18. Il est

intéressant de remarquer que les pourcentages de variances de l'A.G.C., calculés sur le total des variances (A.G.C. + A.S.C. + Erreur) sont plus élevés en plantes isolées et en mélange qu'en parcelle pure. De plus, il est évident que les pourcentages, soit de l'A.G.C., soit de l'A.S.C., sont presque les mêmes en plantes isolées et en mélange. Ce résultat trouve son explication dans l'absence d'effets d'interférence en plantes isolées et dans l'existence d'un équilibre entre les effets intra- et inter-familles en mélange. Cette même situation a été constatée à l'occasion de la mesure des valeurs h^2 .

V. — Conclusions

Une méthode de sélection de la Luzerne devrait, en premier lieu, avoir pour but l'amélioration de la structure de la luzernière. Les nouvelles variétés devraient permettre l'implantation d'une luzernière vigoureuse et ayant une stabilité démographique élevée. A ce sujet, le rôle de l'autofécondation est très important. En effet, l'autofécondation rend possible l'homogénéisation de caractères essentiels comme la repousse, la vitesse de développement et la floraison; elle réalise en même temps le maintien de cette homogénéité.

Les dispositifs expérimentaux qui utilisent l'interférence entre les plantes augmentent l'efficacité de la sélection phénotypique, car ces dispositifs permettent de travailler la plante *modélée par la structure de la luzernière*, donc dans les conditions agronomiques les plus réelles possible. Dans ces conditions, le poids sec devient l'expression globale la plus complète du « système plante »; en effet, à forte densité, ce caractère est en corrélation positive très forte avec la hauteur, la floraison, la vitesse de développement.

Reçu pour publication en mai 1979.

Remerciements

Mes remerciements les plus sincères vont à M. HAUSSMANN, Directeur de l'Istituto Sperimentale per le Colture Foraggere : il a mis à ma disposition tous les moyens nécessaires à la réalisation de ce travail. C'est à M. DEMARLY (Université de Paris-Sud) que je dois la première incitation à réaliser cette thèse. Ses enseignements ont été pour moi un guide sûr et permanent. Je dois aussi beaucoup à M. JACQUARD (C.E.P.E., Montpellier) pour avoir accepté de suivre pas à pas les travaux sur l'interférence biologique et de les discuter. Son soutien et ses conseils ont été précieux. Sans la collaboration de M^{lle} ZANNONE et M. GNOCCHI, jamais l'ensemble des travaux n'aurait pu être réalisé. Les conseils et l'aide de M^{lle} ZANNONE sur le plan statistique ont été très fructueux.

Summary

Contribution to a new breeding method for lucerne taking into account the interferences between individuals.

I. — Experimental study of the structure of a lucerne crop

1) From the practical point of view of the farmer, a single plant of lucerne has no interest, because the exploitation concerns not a plant but lucerne as a crop. A lucerne crop consists in a cultivar which normally derives from genetic workings made on spaced plants. The problem

is therefore to know if in the lucerne breeding the spaced plant method is or is not more efficient than the method by which the individual plants are studied as members of a lucerne crop, i.e. in a given type of plant "society". In order to solve such a problem, the lucerne crop was studied from the point of view of its structure as well as of its mechanisms of regulation. Several experiments allowed to define a lucerne crop model, on which the ideotype of the resistant to frequent cutting was formulated.

2) The lucerne crop was defined as a structure which renews itself from one cut to the other, an organic unit of vegetation, the components of which (the plants) are linked by a system of dynamic relations.

The structural analysis of the lucerne crop was made at the statistical and at the organisation level :

- a) at every cut (synchronic analysis);
- b) through all the cuts (diachronic analysis).

The notions of group of interference and cell of interference were defined. The group of interference is the whole of individuals directly interfering between each other either by contiguity or by shading effect; the cell of interference is the volume which is occupied by the individuals of a group of interference.

3) Aiming to know the type of relations (competition, cooperation, opposition or neutralism) existing among the individuals of a cell of interference, several lucerne populations have been studied, associated following an experimental scheme, defined as « ecological diallel scheme ».

The results showed that the association effects are similar to situations of competition. Such a type of situations explain why:

- a) the lucerne crop has a stratified structure,
- b) a mixture of populations never overcomes the cultivars which are the highest yielding in pure stand,
- c) the mortality is a function of the genetic heterogeneity of the population.

The death of a plant is the final result of the negative effects of competition cumulated through the cuts.

4) The hypothesis which explains the phenomenon of plant interference is founded on the notion of "biological density". The biological density of a cell of interference (of a lucerne crop) is defined as the ratio of the effective biomass to the potential biomass:

$$\frac{\text{effective biomass (demand of the individuals)}}{\text{potential biomass (resources available in the environment)}}$$

A population yields in a mixture more than in pure stand when it finds in the mixture a lower biological density than in pure stand. It is not a question of competition ability; it should be a question of a partner effect, but in such a case the partner is a part of the environment, its effect is displayed as a density effect.

5) The relation between biological density and phenotypic charge has been investigated and discussed. The variability of the individual charges within the group of interference produces a variability of biological density values within the cell of interference. The differences in biological density are responsible of the plastic responses of the plants. In synthesis, the charge appears as the motor of the biological density and at the same time it is the result of it.

6) The results of the structural analysis of a lucerne crop bring to a certain number of consequences on the lucerne breeding. Such consequences concern the choice of the variety model and the methods and technics of selection. The choice of the variety model should take in account the lucerne crop structure. On the basis of the results obtained, the most functional model of lucerne crop corresponds to that of a monostatified structure. In terms of social relations this means that minimal competition between the individuals should be provided. To create such a lucerne crop one has to utilize a cultivar sufficiently homogeneous for the characters of regrowth, velocity of growth and flowering. The most efficient breeding method to supply such a cultivar is to utilize a phase of selfing. With reference to the techniques of plant breeding, the experimental schemes based on the plant interference increase the efficacy of selection, because they allow to appreciate the plant modelled by the structure of the lucerne crop.

Références bibliographiques

- ASSEMAT L., 1977. *Modèles d'analyse de la concurrence entre populations végétales*. Thèse Doc. Spécialité Sciences Biologiques, mention Écologie. U.S.T.L., Montpellier, 112 p.
- BARTLETT M. S. and HALDANE J. B. S., 1934. The theory of inbreeding in autotetraploids. *J. Genet.*, **29**, 175-180.
- BERNINGER E., 1967. Contribution à l'étude des modalités d'expression de l'hétérosis chez les autotétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 92-104.
- BUSBICE T. H., 1970. Predicting yield of synthetic varieties. *Crop Sci.*, **10**, 265-269.
- BUSBICE T. H. and WILSIE C. P., 1966. Inbreeding depression and heterosis in autotetraploids with application to *Medicago sativa* L., *Euphytica*, **15**, 52-67.
- CHALBI N., 1967. La compétition entre génotypes et ses effets sur les caractères quantitatifs de la luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 67-82.
- DEMARLY Y., 1957. Biologie et exploitation de la luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **7**, 247-272.
- DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, 307-400.
- DEMARLY Y., 1969. La sélection des variétés synthétiques. 5^e Congrès *Eucarpia*, Milan, 267-295.
- DEMARLY Y., 1971. Genetic comparison in di and tetraploids. *Eucarpia Fodder Crops section*, Lusignan (France), 9-37.
- DEMARLY Y., 1975. Considérations théoriques sur la concurrence chez les végétaux. *Ann. Amélior. Plantes*, **25**, 65-83.
- DEMARLY Y., 1977. *Génétique et Amélioration des plantes*. Masson, Paris, 1977, 287 p.
- GALLAIS A., 1968. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes au cours des générations de multiplication. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 5-15.
- GALLAIS A., 1970. Modèle pour l'étude des relations d'associations binaires. *Biométr. Praxim.*, **11**, 51-80.
- GALLAIS A., 1977. *Contribution à l'étude théorique et expérimentale de l'hétérosis chez une plante allogame autotétraploïde*. Thèse Doctorat d'État, Université de Paris, 341 p.
- GRIFFING B., 1967. Selection in reference to biological groups. I. Individual and group selection applied to populations of unordered groups. *Aust. J. biol. Sci.*, **20**, 127-139.
- GUY P., 1966. Étude de l'évolution de quelques structures autotétraploïdes au cours des générations de multiplication. *Genetica agraria*, **20**, 56-65.
- GUY P., GENIER G. et PORCHERON A., 1971. Objectifs et critères de sélection pour l'amélioration du rendement et de la qualité de *Medicago sativa* L. *Conférence sur la luzerne et le trèfle violet*. Piastany, 71-78.
- HALDANE J. B. S., 1930. Theoretical genetics of autopolyploids. *J. Genet.*, **22**, 349-372.
- HARPER J. L., 1961. Approaches to the study of plant competition, in *Mechanisms in Biological Competition*, *Symp. Soc. Exptl. Biol.*, **15**, 1-39.
- HAYMAN B., 1964. The analysis of variance of diallel table. *Biometrics*, **10**, 235-244.
- HILL R. R., Jr., 1975. Parental inbreeding and performance of alfalfa single crosses. *Crop. Sci.*, **15**, 373-375.
- JACQUARD P., 1972. *Glossaire de termes et définitions. Sect. Plantes Fourragères EUCARPIA*, CEPE, Montpellier, 36 p.
- ROTILI P., 1968. Comportement de génotypes de luzerne à plantes isolées et en peuplement dense. *EUCARPIA 5th Congr.*, Milan, 126-138.
- ROTILI P., 1970. Gli effetti della competizione intergenotipica nel test di progenie da polycross in erba medica. *Quad. Sper. Ist. Forag. Lodi*, **2**, 53-64.
- ROTILI P., 1976. Performance of diallel crosses and second generation synthetics of alfalfa derived from partly inbred parents. I. — Forage yield. *Crop Sci.*, **16**, 247-251.
- ROTILI P., 1977. Performance of diallel crosses and second generation synthetics of alfalfa derived from partly inbred parents. II. — Earliness and mortality. *Crop Sci.*, **17**, 245-246.
- ROTILI P. and ZANNONE L., 1970. Intra- and inter-genotypic competition in *Medicago sativa* L. *Rep. of EUCARPIA Fodder Crops Sect. Meeting*, Lusignan, 213-236.
- ROTILI P. and ZANNONE L., 1971. The use of competition in the breeding of lucerne. *Quad. Sper. Ist. Forag. Lodi*, **3**, 41-86.

- ROTILI P. and ZANNONE L., 1975. Principaux aspects d'une méthode de sélection de la luzerne basée sur des dispositifs qui utilisent la concurrence entre les plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **25**, 29-49.
- ROTILI P. and ZANNONE L., 1976. Performance of diallel crosses among single crosses of alfalfa and comparison of double crosses and synthetics derived from the same parental clones. *Rep. of EUCARPIA Fodder Crops Sect. Meeting*, Roskilde, 55-65.
- ROTILI P., ZANNONE L. and JACQUARD P., 1976. Effects of association on the evaluation of lucerne populations. *Ann. Amélior. Plantes*, **26**, 139-155.
- THEURER J. C. and ELLING L. J., 1964. Comparative performance of diallel crosses and related second generation synthetics of alfalfa, *Medicago sativa* L., III. Forage Yield. *Crop Sci.*, **4**, 25-28.
- YAMADA T. and HORIUCHI S., 1960. On the bias of quantitative characters and the change of their distribution in a population due to inter-plant competition. *8th Intern. Grass. Congr.*, 297-301.
-

Quelques aspects pratiques de la sélection généalogique de l'Artichaut

I. — Présentation, création de lignées

C. FOURY (1)

*Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches agronomiques d'Avignon, I.N.R.A.,
Domaine Saint-Maurice, 84140 Montfavet*

Résumé

L'amélioration génétique peut être un élément essentiel de la rénovation de la production d'artichaut qui souffre, depuis plusieurs années en France, de difficultés techniques et économiques. La sélection généalogique a été adoptée avec le double but de créer des lignées utilisables à partir de semences par le producteur et d'étudier les possibilités de toute autre méthode, en particulier celle des hybrides F₁.

La collection de 16 cultivars utilisée a été suffisante pour obtenir une dizaine de lignées, mais le potentiel de l'espèce n'a pas été, loin de là, épuisé. Les autofécondations manuelles, pour passer d'une génération à la suivante, et les deux cycles de culture adoptés, pour juger les caractéristiques des lignées, répondent assez bien au but proposé. Les critères de choix et les méthodes d'observation des descendance sont assez satisfaisants mais demanderont à être simplifiés. La baisse de vigueur enregistrée reste compatible avec la culture, mais sa répercussion sur la fertilité est plus inquiétante.

Au terme de cette première étape, 8 lignées, dont le niveau et la qualité de production sont comparables à ceux des cultivars, ont été retenues en dépit de leur tardiveté. La simplification de la culture attendue par l'utilisation de semences devrait leur permettre un certain succès. Cependant, les techniques de production de semences et de culture simplifiée demandent à être améliorées.

Les promesses de ces premiers résultats incitent à envisager un deuxième cycle de sélection dont les modalités seront examinées ultérieurement.

A. — Introduction

I. — Justification du programme d'amélioration

Avec 130 000 tonnes environ, la production française d'artichauts occupe le 3^e rang mondial, assez près de l'Espagne : 250 000 tonnes, mais loin derrière

(1) Adresse actuelle : E.N.S.H., Chaire de Cultures légumières, 4, rue Hardy, 78009 Versailles.

l'Italie : 640 000 tonnes. Les surfaces sont de l'ordre de 15 500 ha. Ceci la place au 12^e rang de tonnage, au 9^e rang de surface et au 17^e rang de valeur des légumes produits en France (FOUREL, 1977).

La lecture des données statistiques depuis le début du siècle laisse apparaître, entre autres, une forte progression de 1945 à 1962, puis une stabilisation de la production nationale (FOURY, 1976a).

Les caractéristiques de la culture ont été analysées à plusieurs reprises (POCHARD, 1967; FOURY, 1969, 1976b) et peuvent être ainsi résumées :

- rendements faibles (8 à 10 t/ha) et stagnants, bien que fortement influencés par les aléas climatiques,
- prix de revient élevé, en partie à cause de nombreuses et longues façons manuelles,
- disparités saisonnières entre l'offre et la demande.

Un vigoureux effort de rénovation de la culture paraît nécessaire. Compte tenu des problèmes posés, l'amélioration de la plante, ayant notamment pour objectif la simplification de la culture et la meilleure adaptation possible du produit aux utilisations en frais et en conserve, semble un facteur important de progrès.

II. — Choix d'une méthode de sélection

Les possibilités varient essentiellement avec la biologie de l'espèce, mais le choix définitif dépend du but poursuivi, de l'abondance et de la nature du matériel végétal, de l'efficacité démontrée ou supposée des différentes méthodes dans le cadre du but à atteindre, enfin des contraintes imposées par le commerce du produit à améliorer. Ceci suppose la disposition ou l'acquisition rapide de connaissances de base qui faisaient défaut pour l'artichaut; d'où, avec la nécessité d'agir, une première méthode suggérée par les données empiriques et des *a priori* : la sélection clonale dans « Violet de Provence ». Outre ses résultats propres, elle a concouru à une meilleure compréhension de l'espèce et permis l'élaboration progressive de l'analyse suivante conduisant à la sélection généalogique.

Cynara scolymus L. est une espèce pérenne dont la multiplication par semence est possible et simple; elle a été longuement utilisée ainsi qu'en témoignent les traités d'horticulture antérieurs au XVII^e siècle. Nous avons montré que, sous cette forme, l'espèce se comporte comme une bisannuelle polycarpique (FOURY et LA MALFA, 1973). En conditions naturelles, l'allogamie est presque toujours prépondérante, mais comme elle n'est qu'une conséquence de la protandrie, les autofécondations comme les hybridations sont relativement faciles à réaliser (FOURY, 1967). La multiplication végétative par enracinement des bourgeons axillaires non détachés de l'axe permet une progression centrifuge de plusieurs décimètres par an; bien que le centre de la touffe se dégarnisse progressivement, ce mode de colonisation peut, dans la nature, être plus efficace à courte distance que le semis.

De tout temps, et même depuis 300 ans de façon quasi-exclusive, l'homme a utilisé la multiplication végétative selon des techniques plus ou moins compliquées (LA MALFA et FOURY, 1971). Nous avons montré que sous cette forme l'espèce est pratiquement toujours apte à monter mais que les conditions thermiques, en modifiant le rythme de croissance, peuvent interdire les récoltes estivales dans les régions chaudes ou hivernales dans les régions tempérées (LA MALFA et FOURY, 1973; FOURY, 1977). Ces conditions seraient reçues différemment,

d'où la distinction de cultivars à cycle court tels que « Tudela », et de cultivars à cycle long tels que « Camus ».

Ces caractéristiques biologiques autorisent l'une ou l'autre des méthodes d'amélioration suivantes : introduction de cultivars, sélection clonale, création de clones, obtention de lignées, obtention d'hybrides F_1 , mutagenèse. Les résultats des trois premières ont été souvent décevants. L'introduction de cultivars qui est plus une utilisation qu'une amélioration peut se heurter à des difficultés d'adaptation au nouveau milieu mais surtout est souvent l'objet de réticence du commerce local. La sélection clonale à l'intérieur d'un cultivar n'a pas amené, dans nos conditions, de progrès spectaculaire (POCHARD, 1967; FOURY, 1968). La création de clones nouveaux s'est révélée laborieuse et ne libère pas des sujétions de la multiplication végétative (CORRE *et al.*, 1976). La mutagenèse n'a guère été utilisée jusqu'à présent (SCARASCIA-MUGNOZZA, 1967). Son intérêt pour augmenter la variabilité paraît difficile à prouver vu la structure génétique des cultivars; cependant, l'apparition de certains caractères, tels que la stérilité mâle non encore observée, pourrait être provoquée et l'utilisation d'anomalies chromosomiques, par ailleurs intéressantes, serait facilitée par la multiplication végétative.

Il est évident que toute méthode conduisant à l'utilisation de semences concourra efficacement à la simplification de la culture, grâce en particulier à une mécanisation plus poussée. Cependant, l'uniformité exigée par le commerce implique la création de variétés parfaitement homogènes pour l'aspect du produit vendu, c'est-à-dire des lignées ou des hybrides F_1 . Enfin, ce que l'on sait de la biologie et de l'histoire des variétés laisse deviner, ce qui a été confirmé par l'expérience, un haut niveau d'hétérozygotie des cultivars. On peut donc, tout au moins dans un premier temps, n'utiliser que quelques cultivars.

Beaucoup des caractères recherchés : précocité, forme des capitules, étant sans doute de nature polygénique, on peut espérer obtenir, à partir d'un cultivar, une grande diversité de types. L'utilisation de plusieurs variétés élargit évidemment cette gamme. De plus, ces autofécondations successives permettent d'appréhender quelques potentialités génétiques des cultivars et d'éliminer certains caractères défavorables. Bien entendu, le recours au semis est susceptible de modifier profondément les règles de culture, ceci implique des recherches physiologiques et des essais agronomiques qui ont été abordés (FOURY et LA MALFA 1973; FOURY et MARTIN, 1973) mais ne seront pas exposés ici. Il suffit de savoir que, contrairement aux plantes provenant de boutures, celles issues de semences ne sont pas toujours aptes à monter mais doivent subir préalablement des conditions hivernales dont la durée et l'intensité sont encore mal définies.

B. — Matériel et méthodes

I. — Brève description et critique des techniques

1. La production de semences

Les méthodes ont été déduites de nos propres observations sur la biologie florale. Elles ont été décrites en détail à plusieurs reprises (FOURY, 1965; PERRINO et PACUCCI, 1974; FOURY, MARTIN, IMPERIALI, 1978). On peut actuellement distinguer trois techniques :

— isolement individuel des capitules et autopolinisation à la main;

— isolement d'un clone en enceinte grillagée et autopolinisation par les abeilles;

— culture d'un clone dans des conditions d'isolement requises et autopolinisation par la faune locale, éventuellement renforcée par des abeilles domestiques.

Ces deux dernières techniques devraient permettre la production de lignées commerciales moyennant certaines mises au point (FOURY, MARTIN et IMPERIALIS 1978). La première est mieux adaptée à la production des nombreux petits lot, de semences nécessaires à la sélection. Elle est relativement satisfaisante mais très laborieuse. La fluctuation de la fertilité, qui, toutes précautions prises, est encore difficile à éviter, nous oblige à utiliser 3 à 4 capitules par lignée ou combinaison F_1 , alors qu'un seul pourrait théoriquement donner suffisamment de semences. Malgré tout, des échecs sont enregistrés, particulièrement lorsque le degré de consanguinité est élevé (voir chapitre suivant); il s'ensuit des chevauchements de générations, compliquant encore les choix.

2. *L'élevage des plantes et les époques de semis*

Les porte-graines sont récoltés de fin août à mi-septembre et les semences ne peuvent guère être disponibles avant le courant d'octobre. Nous avons d'abord tenté des semis à cette époque mais les plantes n'émettent que 8 à 10 feuilles et la tige n'atteint pas 10 mm de diamètre avant l'hiver. Ces plantes, presque dépourvues de réserves, sont très vulnérables; aussi avons-nous très vite enregistré des mécomptes : rosettes détruites ou endommagées et repoussant sur plusieurs bourgeons axillaires. Nous avons alors reporté les semis entre fin janvier et mi-février. Les akènes sont mis à germer sur papier filtre en boîte de Pétri puis repiqués en godets de 10 remplis d'un terreau léger et placés en serre tempérée ou mieux sous châssis froid. Si le semis en godet économise les semences et assure le meilleur soin aux jeunes plantes, il n'apparaît pas, à l'usage, totalement satisfaisant. En effet, la racine séminale croît très rapidement, fragile elle nécrose facilement à la rencontre du fond du godet; le système racinaire de pivotant devient fasciculé et la vigueur du plant s'en trouve affectée. Le semis direct ne pose pas grand problème (GUIMBARD et CORRE; RICO et BRUN : résultats non publiés); il se justifie amplement dès que le stock de « graines » est suffisant. La plantation est effectuée au cours de la première quinzaine de mars aux stades 2 à 4 feuilles.

Ultérieurement, les recherches sur le développement (FOURY et MARTIN, 1973; FOURY et LA MALFA, 1973) ont révélé deux possibilités pratiques. Les semis du 15 février au 1^{er} mars sont récoltés en juillet-août, leur cycle est donc court : 150 à 170 jours, ceux de juillet-août ne produisent qu'au mois de mai suivant, la durée de leur cycle est pratiquement double. Ces deux cultures donnent des résultats si différents qu'il nous a paru nécessaire de comparer l'extériorisation des principaux caractères agronomiques pour déterminer la valeur discriminante de l'une et de l'autre (fig. 1).

Les longueurs de cycle de 22 lignées cultivées aux deux époques ne sont pas liées. Les corrélations ne sont pas davantage significatives pour la production et la ramification de la hampe florale. Par contre, les caractères des capitules : poids et formes, sont assez nettement corrélés. La connaissance de la productivité et de la précocité dans l'une ou l'autre des saisons nécessite la culture dans cette

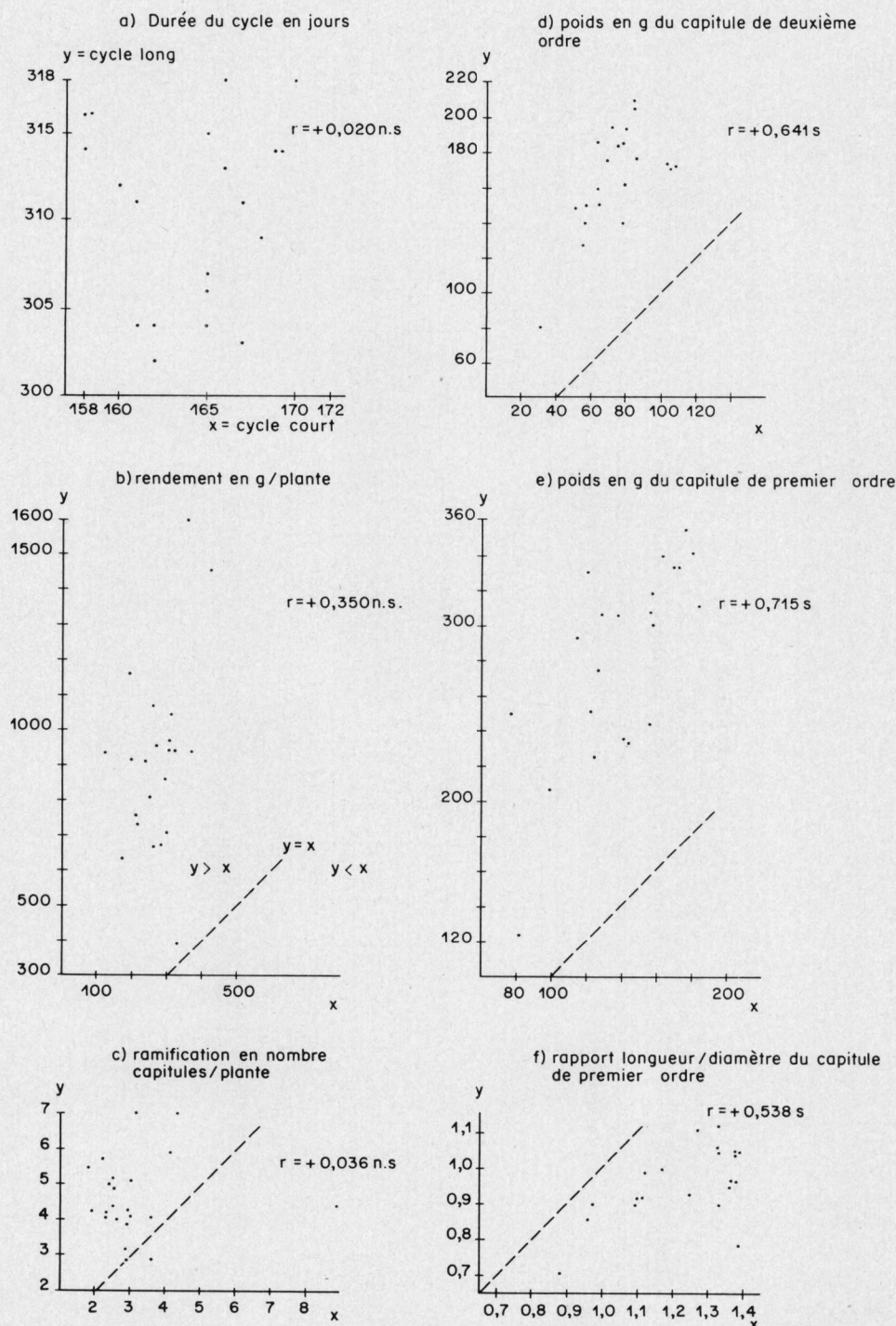


FIG. 1. — Comparaison de l'expression de certains caractères quantitatifs en cycle long (1976) et en cycle court (1975) pour 22 lignées appartenant à 8 origines.

TABLEAU I

Comparaison de 5 caractéristiques en cycle court et en cycle long
(moyennes de 22 lignées et moyennes de 20 hybrides F₁)

Cycles	Caractères	Rendements en g /plante		Ramification en capitule /plante		Poids des capitules				Rapport dimensions L/1 capit. 1 ^{er} ordre	
						1 ^{er} ordre		autres			
		Lignées	F ₁	Lignées	F ₁	Lignées	F ₁	Lignées	F ₁	Lignées	F ₁
		Court (1975)	271	606	3,10	4,57	140	216	74	113	1,15
Long (1976)	915	1 827	4,66	6,97	285	389	167	241	0,96	0,94	
t calculé	12,24	16,67	7,90	9,92	17,26	15,07	19,67	22,80	5,56	7,37	

Analyse par séries appariées : t_{table} , $P=0,05$

lignées : 2,080; ddl = 21,

F₁ : 2,093; ddl = 19.

même saison, alors que celle des caractéristiques du capitule peut être acquise n'importe quand. Cependant, les capitules sont plus lourds et plus nombreux en cycle long comme le montrent les figures 1c, 1d, 1e. Ils sont également plus globuleux, ce qui avait déjà été mis en évidence pour les deux cultures traditionnelles de « Violet de Provence » (FOURY, 1970).

La comparaison des moyennes de 22 lignées, aussi bien que celles de 20 hybrides F_1 (tabl. 1), confirme ces constatations et montre la supériorité des rendements

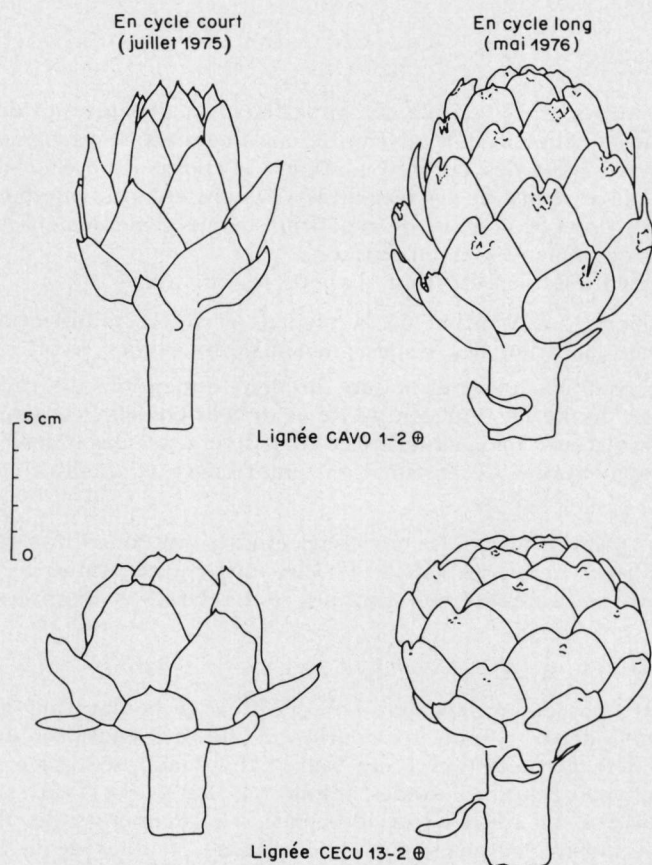


FIG. 2. — Aspect des capitules de deux lignées (Avignon 1975-76).

et de la ramification des plantes semées en été. Mais les variations individuelles au sein d'une même lignée sont toujours plus importantes en cycle long qui paraît donc plus discriminant de l'hétérogénéité. Enfin, la médiocrité des qualités marchande et esthétique des capitules de premier ordre après un cycle court est bien illustrée par les silhouettes de la figure 2.

Les semis de fin d'hiver permettent de raccourcir le cycle de sélection de un an et de protéger efficacement les jeunes plantes du gel. Certains caractères simples ou fortement héréditaires peuvent être jugés correctement. Ces semis sont

donc tout indiqués en début de cycle puisqu'on recherche alors à éliminer les gros défauts et à garder quelques nouveautés morphologiques. Par la suite, ils peuvent être utilisés pour la recherche de caractères très héréditaires simples ou complexes et dont l'expression est peu influencée par le milieu ou bien encore en générations dérobées au cours d'un second cycle de recombinaison entre lignées. Par contre, étant seuls recommandables pour la pratique agricole, les semis d'été permettent exclusivement la comparaison et le choix des lignées sœurs ainsi que le contrôle de leur homogénéité.

3. Les observations

Chaque année, 3 à 5 000 plantes appartenant à quelques dizaines de lignées ont été étudiées, l'effectif et le niveau de consanguinité de chacune d'entre elles variant avec le succès des autofécondations. D'abord disposées côte à côte sur le terrain en raison même de ces inégalités, elles ont été ultérieurement comparées en essais blocs dont le nombre de répétitions était généralement réduit par les disponibilités en semences et en surfaces.

Les observations ont été tout d'abord les suivantes :

- au champ : estimation de la vigueur et de la ramification du groupe d'inflorescences, datation des stades phénologiques et des récoltes;

- au laboratoire : pesée et mesure des deux dimensions des capitules, appréciation de leur forme, de leur compacité et de leur couleur, caractérisation selon des échelles arbitraires de la spinosité et de la divergence des bractées d'involucre, tentatives fragmentaires de l'estimation quantitative et qualitative de la partie comestible.

Mais, au cours du temps, les caractères étudiés ont été réduits et les méthodes plutôt simplifiées. Aussi, en raison de leur importance, seules les observations sur la précocité et la qualité des capitules sont relatées et discutées ici.

a) Précocité:

Elle peut être déterminée par l'observation et la datation d'un stade de développement ou par l'étude des courbes de récoltes cumulées dans le temps. C'est la première méthode qui a été tout d'abord adoptée grâce à l'utilisation de l'échelle phénologique à 9 stades définie par POCHARD (1961) sur « Violet de Provence » cultivé en automne en Provence. Le premier stade, A, seul utilisé ici, est décrit ainsi « complètement enveloppé des feuilles de la hampe florale encore très courte, le capitule est perceptible, au toucher, au fond de la rosette ». Il est bien évidemment très postérieur au début de l'organogénèse de l'inflorescence, cependant 20 à 24 jours le séparent très régulièrement de la récolte. Sa précision apparaît beaucoup moindre en culture de printemps et surtout dans les semis échelonnés. L'éventuelle liaison entre les dates de récolte et du stade A est donc intéressante à préciser. Cela a été réalisé à plusieurs reprises au cours du programme et notamment durant deux années successives, en 1975 et 1976, sur 57 lignées assez homogènes issues de 6 cultivars différents (fig. 3).

La liaison entre les stades de récolte du capitule de premier ordre et de son stade A est bonne et sans doute assez constante d'une année à l'autre ($r_{1975} = + 0,765$ et $r_{1976} = + 0,748$). Les pentes des droites de régression ($a_{75} = + 0,457$ et $a_{76} = + 0,754$) sont nettement inférieures à 1 : la variation concomi-

tante de la tardiveté est plus grande au stade A qu'à la récolte; autrement dit, on retrouve là le phénomène de « rattrapage » assez courant, notamment au printemps, pour les types de plusieurs espèces. La seule observation du stade A exagère donc la précocité des lignées les plus précoces (fig. 3b). Par ailleurs, si la durée A-récolte varie, significativement ou non, avec les lignées, les coefficients

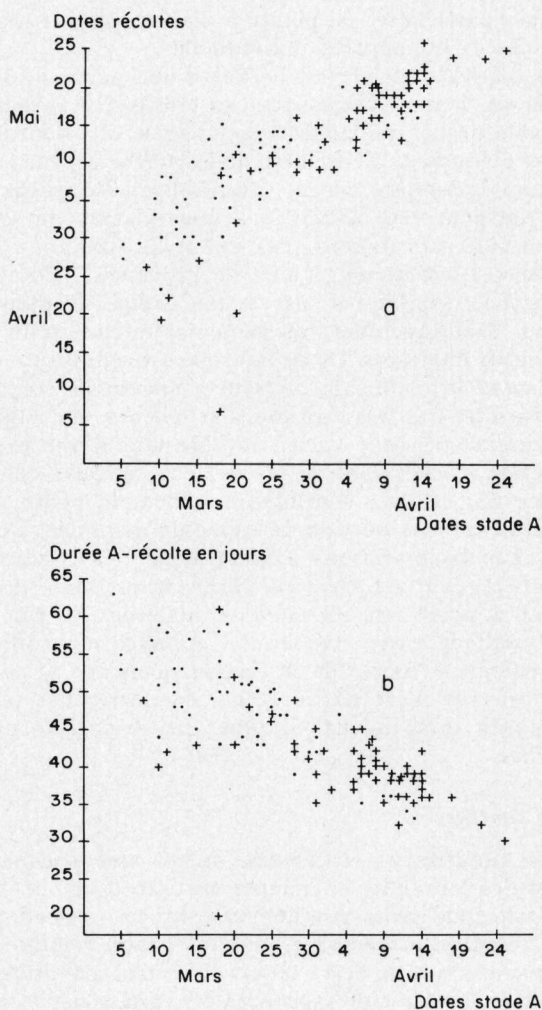


FIG. 3. — Expressions de la précocité : 1975 + 1976

de régression de deux années consécutives peuvent être différents ($a_{76} > a_{75}$) : la vitesse de croissance de la hampe florale avant A et entre A et D apparaît donc bien comme un caractère variétal, mais est très influencée par les conditions de milieu et les dates de semis.

Par ailleurs, le stade A ne présente aucun intérêt pratique et, s'il reste un moyen commode au cours de la phase de repérage, il convient, probablement,

de lui substituer l'étude des récoltes cumulées lors de la comparaison des lignées. En outre, la combinaison avec les mercuriales permet une évaluation assez précise de l'intérêt financier de la précocité.

b) *Poids et qualités du capitule :*

La comparaison des capitules peut reposer, soit sur une analyse de variance à partir de moyennes parcellaires ou plante à plante, soit sur une étude de régression résultant de pesées et mesures individuelles.

Cette dernière méthode est en fait l'étude d'une partie de la courbe de croissance dans laquelle on cherche à substituer au temps une variable morphologique aisément quantifiable et liée au poids : la longueur du bouton floral central a paru l'une des plus adéquates. L'ensemble de la courbe est bien sûr une sigmoïde, mais selon la fraction de temps envisagé, c'est-à-dire la longueur de fleur mesurée, la portion de courbe peut être assimilée à une relation de second degré entre 2 et 14 mm pour 4 cultivars italiens (BIANCO et SEMERARO, 1967), à une droite entre 2 et 5 mm pour 30 clones de « Violet de Provence » (POCHARD, 1961). Cette méthode a été justifiée, semble-t-il, par le fait même de croissance susceptible de biaiser les pesées. Théoriquement, une bonne appréciation du poids est obtenue même avec des effectifs modestes. De ce fait, elle est séduisante en début de sélection, malheureusement la confusion au sein d'une même régression des divers ségrégants n'est peut-être pas très légitime. Par ailleurs, le coefficient de régression et l'ordonnée à l'origine peuvent varier notablement d'une expérience à l'autre pour une même lignée, et ceci pour au moins deux raisons : ces coefficients quantifient la croissance qui est très sensible au milieu, la pente de la droite varie de façon considérable selon la portion de sigmoïde assimilée, c'est-à-dire ici selon l'âge du capitule. Les comparaisons exigent donc des conditions très strictes, sinon leur apparente rigueur est illusoire. Enfin, la méthode reste très laborieuse malgré l'allègement apporté par les moyens modernes de calcul.

La première méthode exige une bonne appréciation subjective des stades de récolte et ce, en raison même de la liaison poids-âge, d'autant plus que les effectifs sont faibles; cela n'est pas si facile, en particulier pour les lignées en disjonction. Elle paraît donc mieux adaptée aux dispositifs parcellaires qu'aux mesures individuelles.

c) *Remarques conclusives :*

Les caractères quantitatifs et certains autres très sensibles aux conditions de milieu sont difficiles à prendre en compte surtout au début d'un premier cycle de sélection. Il paraît donc nécessaire de consacrer tous ses efforts à l'élimination du maximum de défauts, au repérage du plus grand nombre de combinaisons satisfaisantes, nouvelles ou non, et à l'observation très attentive de la progression de l'homogénéité et de la baisse de vigueur. Cette phase peut s'effectuer essentiellement en cycle court, ce qui permet un net gain de temps, éventuellement d'espace, et met, au moins dans le midi, à l'abri des aléas climatiques.

4. *La conservation des plantes retenues :*

Les plantes retenues sont destinées à assurer la génération suivante. Nous avons vu la quasi-impossibilité de leur faire produire des semences l'année même de l'observation. Elles sont naturellement très précieuses et l'on sait combien

l'espèce craint le froid; aussi sont-elles transplantées, durant la première quinzaine d'août, devant une haie de cyprès. Chaque souche est éclatée en trois fragments qui sont disposés à 30 cm les uns des autres. Des coffres de bois sont placés vers le 1^{er} décembre, couverts de châssis et éventuellement de paillassons. Cependant, l'aération maximum est donnée car les plantes redoutent l'excès d'humidité.

Par ailleurs, dès qu'une lignée est jugée satisfaisante, le petit clone porte-graine dont elle est issue est multiplié le plus rapidement possible et bien entendu protégé. Ainsi, les porte-graines commerciaux sont toujours des clones, du moins pour le premier cycle de sélection généalogique. Ce système permet de maintenir le meilleur équilibre possible entre homogénéité, fixité des caractères, vigueur végétative de la lignée et fertilité du porte-graine.

II. — *Le matériel végétal*

1. *Les cultivars de départ*

Une collection de 16 cultivars (tabl. 2) a été progressivement constituée puis utilisée à partir de 1968. Son volume est très modeste puisque le « Germoplasme » du Centro Studi Cynar à Polignano a Mare (Pouilles) comporte

TABLEAU 2

Collection des cultivars utilisés pour la création de lignées

Cultivars	Origines
« Violet de Provence »	Hyères.
« Mutant Pastel de Violet de Provence »	Hyères.
« Violet du Gapeau »	Hyères.
« Blanc Hyérois »	Hyères.
« Camard »	Lasserre de Prouille (Aude).
« Violet de Camargue »	Arles.
« Camus de Bretagne »	Saint-Pol-de-Léon.
« Tudela »	Vallée de l'Ebre.
« Violetto di Toscana »	Toscane.
« Romanesco »	Latium.
« Liscio Sardo precossissimo »	Sardaigne.
« Precoco de Jesi »	Marche.
« Ogni meso »	Ligurie.
« Sakiz »	Smyrne.
« Bayrampasça »	Smyrne.
« Politiki »	Thessalonique.

115 numéros d'introduction, soit vraisemblablement une soixantaine de cultivars italiens pour la plupart (DELLACECCA *et al.*, 1973; PORCEDU *et al.*, 1973). Toutefois, les variétés choisies nous ont paru présenter, à un niveau satisfaisant, l'un ou l'autre des caractères agronomiques suivants :

— précocité chez « Violet de Provence », « Tudela », « Liscio Sardo », « Precoco di Jesi »;

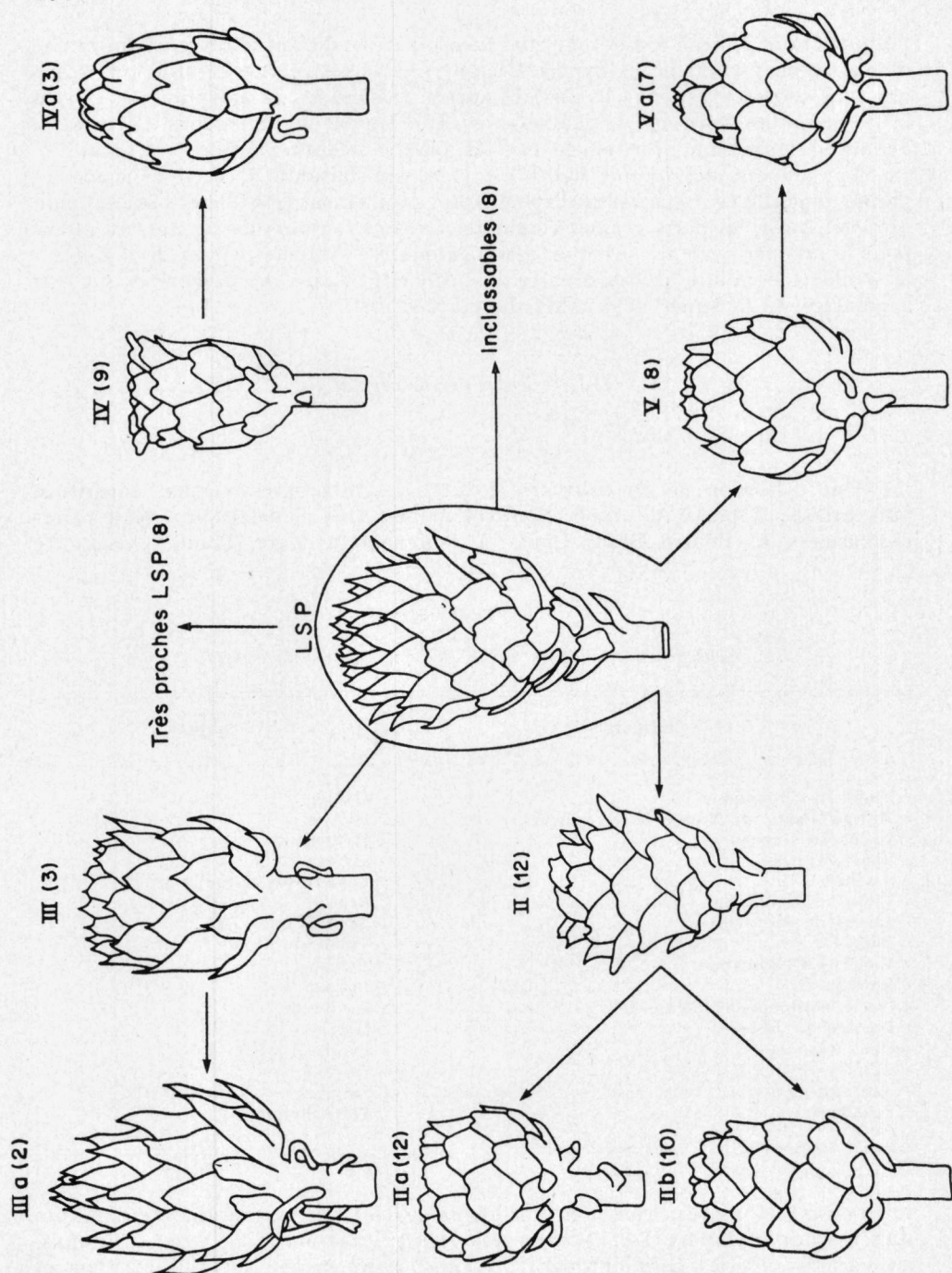


FIG. 4. — Variation de la forme du capitule du premier ordre de la I_1 de « Liscio Sardo precossissimo »: LSP₆ (82 capitules examinés);

→ sens de variation autour de LSP,
() effectifs de la classe.

— ramification de la hampe florale chez « Violetto di Toscana » et « Violet de Provence »;

— poids du capitule chez « Camus de Bretagne », « Blanc Hyérois » et « Romanesco ».

Mais elles peuvent présenter également des défauts plus ou moins accentués, ainsi « Blanc Hyérois » et plus encore « Camus de Bretagne » sont tardifs et peu ramifiés; « Violetto di Toscana » et parfois « Violet de Provence » donnent des capitules un peu petits, « Liscio Sardo » des capitules peu attirants à cause de la divergence accentuée des bractées et de leur aspect grisâtre. Par ailleurs, les caractères morphologiques tels que couleur, forme du capitule, diffèrent beaucoup d'une variété à l'autre (POCHARD *et al.*, 1967).

2. La première génération: I_1 ou F_1 entre cultivars

a) Exemple de disjonction pour l'aspect morphologique du capitule

L'observation au champ confirme assez bien la prévision d'une très grande hétérogénéité. En particulier, la richesse de formes et de couleurs des capitules est très frappante au point d'accaparer peut-être trop l'attention du sélectionneur. La figure 4 schématise les types les plus caractéristiques de la I_1 de « Liscio Sardo Precossissimo ». Les individus proches du cultivar représentent environ 10 p. 100 de la population. La partie utilisable, c'est-à-dire aspect au moins identique à celui de « Liscio Sardo », de cette importante variabilité est assez modeste, soit 12 p. 100 environ. Un parent aussi médiocre que celui-ci est cependant capable d'offrir des formes assez remarquables mais à une fréquence très faible; ici, le type IVa, très bel ovoïde assez compact, représente 3 à 4 p. 100 de la I_1 ; il a pu être conservé à travers trois autofécondations. La diversité de la couleur des bractées externes est non moins remarquable et se combine avec celle de la forme; elle paraît essentiellement soumise à l'action de gènes inhibiteurs interrompant ou non la synthèse de l'anthocyane, probablement unique, selon le temps et le lieu (FOURY et AUBERT, 1977).

De nombreux défauts apparaissent en I_1 ; ils sont donc récessifs, leur élimination est facile lorsque le nombre de facteurs en jeux est faible, par exemple la présence de fortes épines sur les feuilles et à l'extrémité des bractées dépendant de deux gènes (FOURY, 1969), elle devient de plus en plus aléatoire lorsque ce nombre augmente, par exemple, semble-t-il, dans un cas de fasciation d'involucre (voir chap. V₃).

b) Disjonctions pour divers caractères chez 5 cultivars

La figure 5 montre la distribution des quatre caractères : poids et forme (rapport longueur/largeur) du capitule de premier ordre, ramification de la hampe florale, précocité des I_1 des cinq cultivars « Camus », « Romanesco », « Precoco di Jesi », « Liscio Sardo » et « Violetto di Toscana ». Les effectifs observés varient de 37 à 127, la somme des fréquences a été uniformisée à 100 pour faciliter les comparaisons. La plupart des histogrammes s'accordent assez bien avec une distribution normale (les tirets de la fig. 5 indiquent les classes non conformes selon le test de KOLMOGOROV-SMIRNOV). L'hypothèse normale n'est pas forcément la meilleure : en particulier, la distribution de la ramification est nécessairement dissymétrique lorsque la moyenne est faible; les distributions de la ramification de la hampe

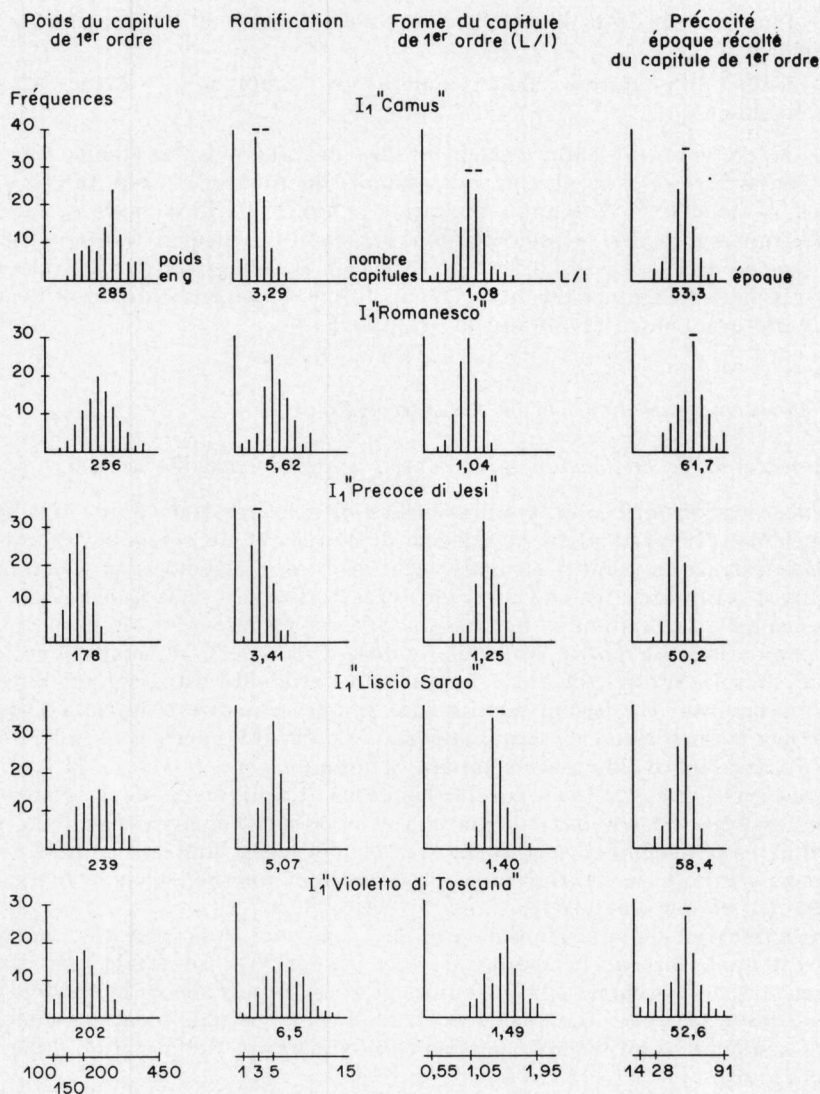


FIG. 5. — Description de 5 I_1 par quatre caractères quantitatifs.

florale et de la précocité peuvent être bimodales pour les plantes issues de boutures (voir fig. 6 et FOURY, 1969).

Le tableau 3, en donnant les moyennes ($\bar{m}$), l'écart-type de distribution (σ) et le coefficient de variation (C.V.), permet la comparaison des I_1 avec leurs cultivars d'origine.

La lecture de l'ensemble de ces données permet, semble-t-il, les observations suivantes :

— le coefficient de variation de la I_1 paraît assez souvent inférieur à celui du cultivar, pour l'étalement de la récolte, non mentionnée au tableau 2, et même

TABLEAU 3

Comparaison de la variabilité de trois caractères agronomiques :
poids et forme du capitule de premier ordre et ramification de quatre cultivars et de leur I_1 respective

Cultivars et I_1	Caractères	Poids capitule			Forme capitule L_1/I_1			Ramification		
		Moyenne	σ	C.V.	Moyenne	σ	C.V.	Moyenne	σ	C.V.
« Camus »	Cultivar	352	63,1	17,9	0,82	0,12	14,2	2,80	0,70	25,8
	I_1	285	62,5	21,9	1,08	0,19	17,6	3,30	1,30	38,6
« Romanesco »	Cultivar	260	40,4	15,6	0,99	0,08	8,3	3,40	1,30	38,0
	I_1	256	56,2	21,9	1,04	0,14	13,5	5,60	1,90	34,0
« Precoce di Jesi »	Cultivar	250	34,1	13,6	1,09	0,08	7,3	3,40	1,30	38,2
	I_1	178	32,0	17,9	1,25	0,17	13,6	3,50	1,40	39,6
« Liscio Sardo »	Cultivar	299	52,3	17,5	1,14	0,09	7,8	4,30	1,50	34,0
	I_1	239	58,4	24,4	1,40	0,15	10,7	5,1	1,40	28,0
« Violet de Provence »	Pop. clon.	203	17,7	8,7	1,59	0,09	5,6	2,62	0,73	27,9
	I_1	185	42,3	22,8	1,47	0,19	12,9	6,07	1,18	19,4

$$\bar{m} = \frac{\sum x}{n} ; \quad \sigma = \sqrt{\frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1}} ; \quad C.V. = \frac{\sigma}{\bar{m}} \times 100$$

pour la ramification. Il est au contraire toujours supérieur pour le poids et la forme du capitule;

— le poids moyen du capitule du cultivar est, sauf pour « Romanesco », supérieur à celui de la I_1 ; les espoirs de trouver des capitules au moins égaux à ceux du cultivar s'en trouvent singulièrement diminués; leur fréquence est d'environ 5 p. 100;

— la forme du capitule des I_1 est, par contre, beaucoup plus variable, la sélection pouvant s'opérer dans les deux sens, les possibilités de choix sont donc très grandes.

Dans la plupart des cas et des caractères, l'amplitude de variation de la I_1 est à peine plus importante que celle des cultivars d'origine qui apparaissent donc relativement consanguins. Cependant, en contradiction avec cette constatation, nous observerons (chap. V₁) une baisse de vigueur, qui peut être non négligeable, entre la I_1 et la I_2 . Cette variabilité relativement réduite et les contradictions relevées méritent une tentative d'explication à partir du comportement des clones et des individus clonaux.

c) Étude d'un cultivar, d'un de ses clones et de sa I_1

Les quatre caractères précédents ont été étudiés sur 58 clones de « Violet de Provence ». Les moyennes clonales varient sensiblement comme les mesures individuelles des autres cultivars; les diverses variétés se comporteraient donc de façon proche et les 58 clones testés seraient bien représentatifs de « Violet de Provence ».

Sauf pour l'étalement de la montaison, la population clonale est, comme attendu, plutôt plus homogène que la I_1 . Mais la variation individuelle, à l'intérieur d'un clone, est considérable ainsi que le montre par exemple l'observation de VP₇₃ (fig. 6); elle est, en fait, du même ordre de grandeur que celle observée sur les I_1 . Ceci a deux conséquences importantes: d'une part ces données expérimentales, tout à fait conformes à l'information recueillie au cours de la sélection clonale de « Violet de Provence », expliquent pourquoi les différences entre clones sont rarement significatives (I.N.R.A., 1961-1968; FOURY, 1969) d'où le succès mitigé de la méthode d'amélioration évoquée en introduction, d'autre part elles indiquent le risque de sous-évaluer la variabilité des I_1 en les comparant aux cultivars. En effet, l'état physiologique des boutures utilisées traditionnellement entraîne de fortes différences d'aptitude à la reprise (I.N.R.A., 1964; FOURY, 1969) et en conséquence une très grande variation de plante à plante (JANNACCONE, 1967; DELLACECCA et BIANCO, 1967; GUIMBARD et CORRE, 1972). Cette cause d'hétérogénéité n'existe évidemment pas chez les plantes issues de semis. Ceci suggère l'intérêt de comparer les lignées à un ensemble de clones et non aux individus de la population parentale.

Cependant la variabilité génétique, du moins des caractères agronomiques, paraît plutôt moindre que ce que la biologie et l'histoire des variétés laissent supposer (FOURY, 1978).

III. — Évolution des effectifs au cours du premier cycle de sélection

Trente-huit combinaisons entre cultivars ont été réalisées au cours des années 1965 et 1966. Environ 5 000 individus ont été examinés et 102 ont été retenus. La plus grande part de ce matériel a été abandonnée après 2 ou 3 autofécondations

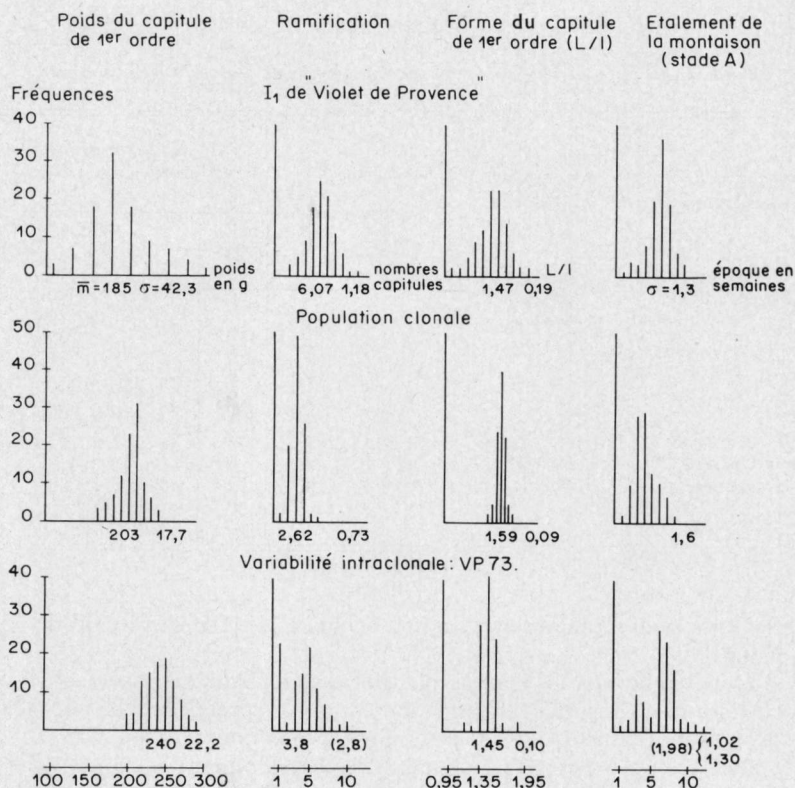


FIG. 6. — Comparaison des variabilités individuelle et clonale à celle de la *I*₁ du « Violet de Provence » pour quatre caractères.

faute d'y repérer des types satisfaisants, ce qui tendrait à montrer qu'en premier cycle de sélection, un brassage initial par croisements multiples entre cultivars, comme cela est souvent préconisé, n'est pas facile à utiliser chez l'Artichaut. Par contre, nous avons poursuivi la multiplication végétative d'hybrides paraissant présenter quelque intérêt, soit pour le marché du frais, CARIBOU et CAMERYS (CORRE *et al.*, 1976), soit pour la transformation, entre autres, JEGA (« Precocé di Jesi » × « Violet de Gapeau ») dont l'épaississement du réceptacle s'accompagne, malheureusement, de l'avortement quasi-général des fleurs. De plus, une de ces combinaisons, CAVO (« Camus » × « Violet de Provence ») est à l'origine d'excellentes lignées.

Entre 1967 et 1969, nous avons autofécondé les divers clones des cultivars à notre disposition. Environ 10 000 plantes *I*₁ ont été observées et 148 retenues (tabl. 2). Cette base étant, au moins pour certains cultivars, un peu étroite, nous avons recommencé l'opération au niveau de *I*₁ ou retenu de plus nombreuses *I*₂ grâce à l'hétérogénéité encore élevée de cette génération. Le premier choix a été sans doute trop limité pour les capitules coniques dont l'hérédité est apparemment complexe et la réalisation très conditionnée par le milieu. Il aurait été préférable d'observer les *I*₁ en cycle long qui, rappelons-le, exprime mieux les caractères, et d'en retenir un plus grand nombre. La phase d'augmentation de la consan-

TABLEAU 4

Évolution des effectifs au cours du premier cycle de sélection généalogique

Cultivars	Nb clones utilisés	Nb I ₁ Nb I ₂ retenues		Nb de porte-graines conservés en 1978				I ₆
				I ₂	I ₃	I ₄	8I ₅	
« Romanesco »	8	23	20	4	10	5		
« Violetto di Toscana »	1	7	2	1				
« Precoce di Jesi »	3	10	5	2	5			
« Violet de Camargue »	1	13	5	0	4			
CAVO	1	5	2	1	6	8		
« Camus de Bretagne »	5	30	25	2	1	4	2	1
« Violet du Gapeau »	1	2	2	0				
« Violet de Provence »	3	7	25	3	8			
Divers	—	37	14	6	2			

guinité aurait pu se dérouler en cycle court, le choix définitif s'exerçant de nouveau en cycle long.

Les données relatives à « Camus de Bretagne » résument, assez bien semble-t-il, l'évolution moyenne des effectifs au cours du premier cycle de sélection. Partant de 200 individus I₁ en 1964-65, nous avons conservé en 1978 : 3 porte-graines I₃ (CECU 13-2, 13-7 et 13-15) susceptibles de donner des lignées I₄, 2 porte-graines I₄ (CECU 2-5-1 et 5-5-3) et 1 porte-graines I₅ (CECU 1-1-3-3). Les différentes lignées mentionnées au tableau 5 comprenaient 20 à 60 individus; elles ont été parfois observées plusieurs années de suite.

TABLEAU 5

Évolution du nombre de lignées observées et retenues au cours du premier cycle de sélection généalogique de « Camus de Bretagne »

I ₁	I ₂	I ₃	I ₄	I ₅
170 → X				
	18 → X			
	12 → 8 → X			
(soit 30/200)	3 → p.g.			
	7 → 51 → X			
		2 → p.g.		
		8 → 39 → X		
			1 → p.g.	

X : lignées éliminées après observation.
p.g. : porte-graines.

C. — Principaux résultats

I — Évolution des lignées : baisse de vigueur

Comme pour toutes les espèces, il est nécessaire de rechercher un compromis entre l'homogénéité des lignées et leur vigueur minimale compatible avec la culture. Pour l'Artichaut, cet équilibre devrait être relativement aisé à trouver car l'homogénéité morphologique et physiologique est actuellement d'un niveau inférieur à celui des principaux légumes et peut, après sélection, être conservée par la multiplication végétative des porte-graines commerciaux. Enfin, une certaine diminution du volume du système végétatif pourrait n'être point redoutable.

1. Répercussions de la consanguinité sur l'appareil végétatif

Des observations ont été faites tout au long du premier cycle de sélection et, bien que, dans ces conditions, la part du milieu soit difficile à évaluer, elles ont été prises en compte ici. Par ailleurs, il était bon d'étudier un nombre suffisant de caractères de façon à, d'une part, noter les plus discriminants, d'autre part, tenter d'apprécier la réaction globale des différentes origines à la consanguinité. Pour ce faire, des descendance successives (I_1 à I_4) comprenant 30 à 150 individus de « Romanesco », « Liscio Sardo », « Precoco di Jesi », « Violet de Provence », « Camus » et « Violetto di Toscana », ont été cultivées côte à côte durant le printemps et l'été 1969, c'est-à-dire en cycle court. Parmi les nombreux caractères étudiés, nous ne retiendrons ici que la hauteur de la hampe florale, la longueur de la dernière feuille de la rosette, le nombre de feuilles formées au cours des six dernières semaines du cycle végétatif.

Les caractéristiques liées au développement telles que rythme d'émission des feuilles et nombre formé durant le cycle, nombre total et proportion de nœuds fertiles par hampe florale, paraissent pour l'ensemble des cultivars moins affectées que celles liées à la croissance : longueur des feuilles, hauteur de la hampe, nombre de capitules utilisables. Ces dernières évoluent de façon à peu près parallèle au cours des générations.

Cependant, le comportement des cultivars est, semble-t-il, assez variable. Nous ne retiendrons que les deux plus caractéristiques : « Camus de Bretagne » et « Violetto di Toscana » (fig. 7). Pour le premier, les valeurs, hauteur de la hampe exceptée, chutent peu entre la I_1 et la I_3 , puis se relèvent notablement en I_4 , ce qui indiquerait la possibilité, au moins partielle, de contrebalancer la baisse de vigueur par le choix attentif des géniteurs. Cependant, l'augmentation de la variance, s_2 de la figure, en I_3 ou I_4 , peut être imputée au choix d'un hétérozygote à la génération précédente.

Par contre, la diminution de la variance est très nette chez « Violetto di Toscana » dont l'acheminement vers l'état homozygote est par conséquent plus rapide, la chute des valeurs observées ne l'est pas moins, elle paraît pouvoir se stabiliser en I_3 . De plus, la quantité de feuilles formées, caractéristique du développement, décroît brutalement. Le niveau d'homozygotie de ce cultivar serait, pour les caractères étudiés, plus élevé que celui de « Camus » ; l'examen de la

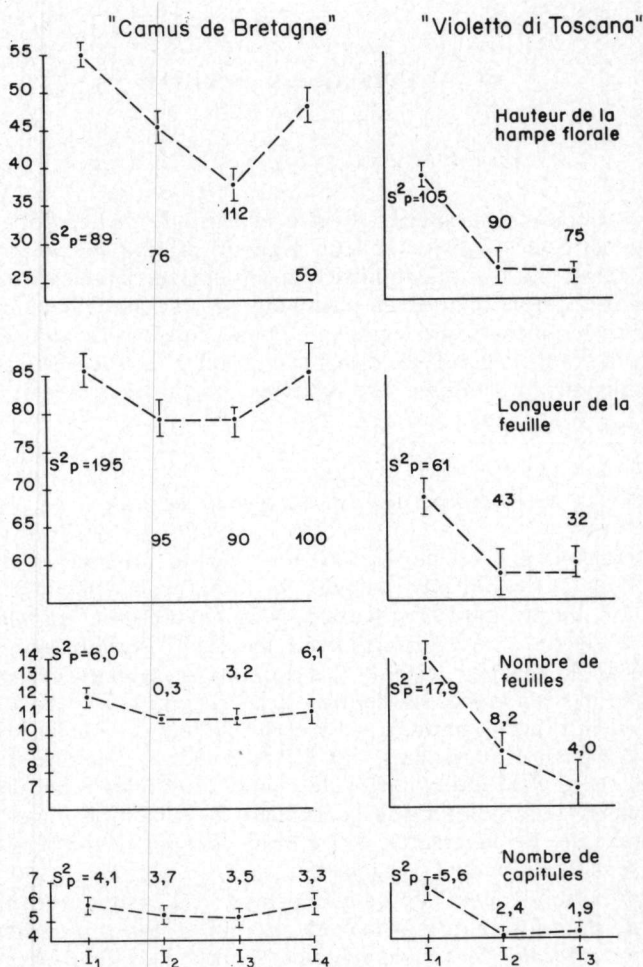


FIG. 7. — Évolution de la vigueur et du potentiel de production au cours des générations successives.

figure 5 paraît confirmer cette hypothèse, sauf pour la précocité, non envisagée ici, et pour la ramification dont précisément la perte semble moins sensible.

Par ailleurs, la fertilité des différents étages décroît du haut vers le bas de la hampe, la consanguinité accentue le phénomène. Par contre, elle n'a aucun effet sur la précocité. L'assise expérimentale est certes critiquable car nous aurions dû observer plus de lignées sœurs afin de contrôler les effets de choix de géniteurs qui, semble-t-il, ont joué chez « Camus »; cependant, les observations plus subjectives effectuées au cours du cycle de sélection paraissent corroborer les résultats expérimentaux ci-dessus.

Quoi qu'il en soit, la baisse de vigueur en I₄ et en I₅ reste compatible, dans la plupart des cas, avec la culture; nous n'avons éliminé pour cette raison que quelques lignées, notamment de « Violetto di Toscana » et de « Tudela ». A ce stade, l'homogénéité des lignées paraît suffisante, au moins pour un premier

cycle de sélection, et dans les conditions pratiques actuelles. De plus, les lignées seront vraisemblablement cultivées en cycle long, les conséquences de la baisse de vigueur y sont moins néfastes qu'en cycle court.

La réduction du système végétatif peut autoriser des fortes densités, dont l'intérêt a déjà été démontré pour des cultivars de moyenne vigueur et reproduits par boutures (DELLACECCA et MARZI, 1974). Dans ce cas, le poids des capitules est peu affecté mais leur nombre peut augmenter assez considérablement, d'où des gains de production et de revenus bruts très marqués. Ce dernier point doit cependant être précisé en fonction de la variété et des calibres les plus demandés par le commerce. Mais, il y a là un bon espoir d'augmenter les rendements même avec des lignées peu productives, les semis plus aisément mécanisables se prêtant mieux que les cultures traditionnelles aux fortes densités. Dans cette perspective, la diminution du volume de la rosette pourrait être un objectif important d'un second cycle de sélection; l'étude génétique approfondie de l'efficacité, c'est-à-dire du rapport de la matière fraîche commercialisable à la masse totale produite (MAC DONALD et HAMBLIN, 1976), fournirait sans doute un critère efficace.

2. Conséquences sur la fertilité

Dans une note antérieure (FOURY, MARTIN et IMPERIALI, 1978), nous avons montré les difficultés d'appréciation de la fertilité dont la fluctuation annuelle est grande. Or, nous n'avons pas pu contrôler en une même année la fertilité des générations successives, donc la valeur des résultats présentés n'est qu'indicative.

Pour les trois cultivars, « Camus », « Romanesco » et « Violet de Provence » il y a des effets années significatifs; ils ne s'ordonnent toutefois pas forcément selon la suite des générations (pas de régression linéaire ou déviation significatives). Toutefois, à la suite de comparaisons deux à deux des générations, on peut distinguer (fig. 8) trois comportements variétaux :

— « Camus » : avec 120 akènes par capitule, le niveau d'origine est modeste, et d'ailleurs probablement un peu sous-estimé; il s'abaisse en deux paliers I_2/I_4 et I_5/I_6 à la performance ridicule de 10 akènes.

— « Violet de Provence » : le niveau de départ est un peu inférieur au précédent (100 akènes/capitule); il s'abaisse de manière peu perceptible à cause des fluctuations annuelles. En I_4 , la fertilité est très médiocre, et le taux de multiplication vraisemblablement de l'ordre de 100, compte tenu du nombre de capitules par plante, ne serait acceptable qu'en conditions de production peu coûteuses.

— « Romanesco » : la relativement bonne fertilité (220 akènes par capitule) du cultivar est susceptible de se maintenir pendant deux générations puis s'écroule brusquement pour passer, cependant, à un niveau supérieur à ceux des cultivars précédents.

Les performances des générations I_4 à I_6 ont été vérifiées, soit sur de nombreuses lignées sœurs de « Camus », soit durant plusieurs années pour « Romanesco ».

Un quatrième comportement a été observé mais plus superficiellement; la fertilité de « Precoco di Jesi » et de « Violetto di Toscana », généralement bonne, paraît peu affectée par la consanguinité avant le niveau I_4 .

Ce dernier cas mis à part, l'effet de la consanguinité sur la fertilité paraît assez marqué le niveau d'origine étant souvent assez bas, la production de semen-

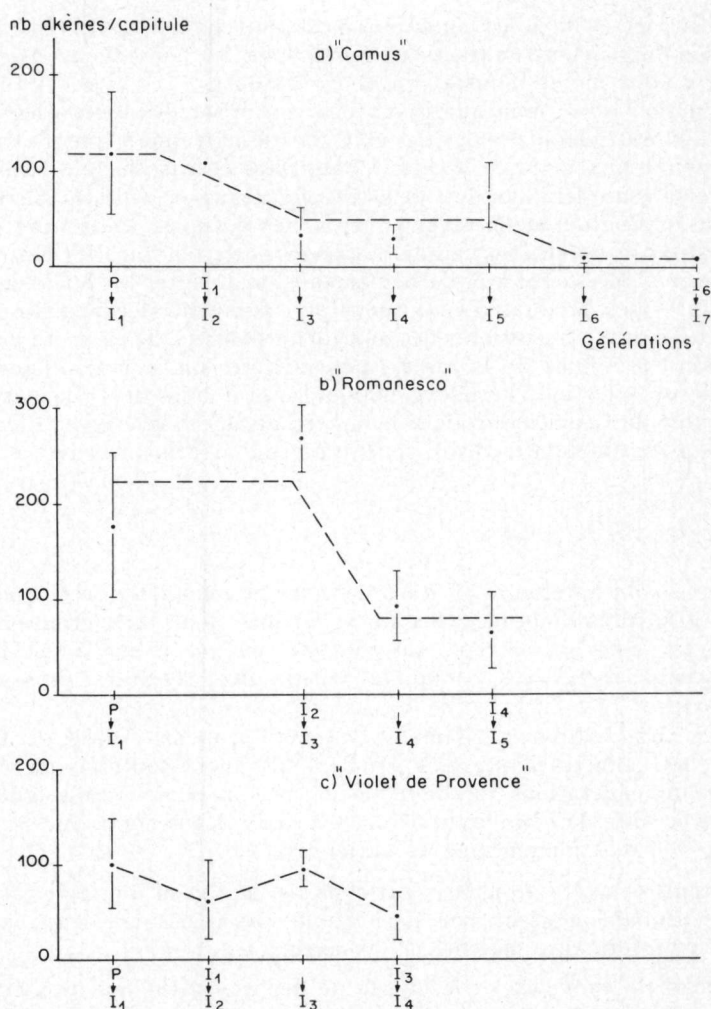


FIG. 8. — Évolution de la fertilité au cours des générations successives.

ces peut, dans la pratique, se révéler difficile. Cette situation, beaucoup plus préoccupante que celle due à la baisse de la vigueur végétative, a justifié à nos yeux l'élimination d'un grand nombre de lignées, notamment d'origine « Camus » et « Violet de Provence ».

3. Apparition de caractères défavorables

Outre les défauts de conformation des capitules, leur spinosité et la diminution de fertilité qui affectent plus ou moins toutes les origines, nous avons observé des caractères défavorables touchant plus particulièrement certaines d'entre elles; cinq méritent d'être signalés avec quelques détails.

En dépit des précautions, nous n'avons pu éviter l'extériorisation d'une forte sensibilité au Mildiou (*Bremia lactucae* REGEI) parmi les descendance du cultivar « Camard », ni l'apparition d'une mosaïque discrète mais fréquente parmi quelques lignées issues de « Romanesco » (RERI). D'après des analyses non publiées de CORNILLON, cette mosaïque serait symptomatique d'une légère carence en fer, et les lignées touchées seraient particulièrement sensibles, peu avant la montaison et en sols battants.

Des plantes à feuilles filiformes frisolées et mosaïquées ne sont pas rares dans d'autres lignées (RI) issues de « Romanesco »; les indexations ont toujours été négatives, il s'agit sans doute d'anomalies génétiques. Une fasciation du capitule a été repérée dans les descendance de RERI 1-1; nous avons cru observer que les capitules anormaux sont plus fréquemment atteints par une bactériose encore indéterminée. En dépit de son expression inconstante et de la complexité probable de son déterminisme génétique, cette déformation, très gênante, a pu être éliminée d'un certain nombre de lignées actuellement conservées. Par contre, le mutant à feuilles jaunes décrit par ailleurs (FOURY, AUBERT et CADILHAC, 1977), bien que de moindre vigueur, pourrait être utilisé dans un programme d'amélioration pour la conserverie à cause de sa moindre teneur en polyphénols.

II. — Performances des lignées sélectionnées

Après obtention d'un nombre suffisant de lignées relativement homogènes et satisfaisantes de toutes origines, c'est-à-dire à partir de 1975, les essais comparatifs de valeur ont pu être entrepris; ce travail se poursuit encore en plusieurs lieux. Deux essais de chacun 57 lignées, dont 15 communes, ont été réalisés en 1975 puis 1976. Ces lignées dérivent de 7 cultivars d'origine : « Violet de Provence » (VA), « Violetto di Toscana » (TA), « Precoco di Jesi » (JAJA), « Violet de Camargue » (FA), « Camus de Bretagne » (CECU et CA), « Romanesco » (RERI et RI), et hybride « Camus » × « Violet de Provence » (CAVO). Leur niveau d'autofécondation le plus fréquent est I_4 mais varie de I_3 à I_7 . Les semis ont été effectués en juillet et les récoltes d'avril à juin, soit 9 à 11 mois plus tard, après un cycle dit long. Par suite de manque de place et surtout de disponibilités en semences très variables, nous avons été contraints d'implanter quatre à une et le plus souvent trois répétitions de 15 plantes. L'imperfection de ce dispositif joint au nombre important de lignées en comparaison, certaines étant naturellement très proches, font que l'analyse classique des résultats par la p.p.d.s. aboutit à 15 ou 20 groupes se chevauchant largement. Ce classement n'a pas grande signification et se lit très mal. Aussi, avons-nous utilisé 5 ou 7 classes (tabl. 4 à 7) centrées sur la moyenne géométrique coupant les effectifs en deux parts égales et dont la valeur de chacune correspond à la p.p.d.s. 5 p. 100.

Nous avons ainsi tenté des comparaisons par caractère puis, à l'aide de tests de rang non paramétriques, effectué une approche globale.

1. Comparaison des origines et jugement des lignées

Les principaux critères utilisés sont la précocité, la production, et les constituants du rendement : ramification de la hampe florale, poids des capitules des différents ordres.

a) *Précocité*

Elle est appréciée, dans ce qui suit, par la quantité moyenne individuelle récoltée à une date donnée (6/5/75 et 10/5/76) correspondant plus ou moins au premier point d'inflexion de la courbe moyenne de production cumulée, c'est-à-dire environ 20 p. 100 du rendement final, soit 5 à 50 p. 100 selon les lignées, ce qui constitue une échelle suffisamment large. Mais la date seuil doit varier beaucoup plus qu'entre 1975 et 1976.

Le classement en 5 groupes ci-dessus définis (tabl. 6) révèle, semble-t-il :

— une grande variabilité d'une année sur l'autre, ceci paraît dû en grande partie à la comparaison de lignées différentes, car nous verrons plus loin la bonne corrélation des mesures 1975 et 1976;

— la très faible fréquence, environ 9 p. 100, des lignées précoces et très précoces; elles proviennent toutes de « Violet de Provence » ou de « Romanesco ».

La précocité serait donc très héritable et les cultivars présenteraient des potentialités assez différentes. Or, nous n'avons pas, loin s'en faut, utilisé toutes les variétés, en particulier nous avons éliminé, peut-être un peu rapidement et pour d'autres raisons, la variété « Tudela » la plus précoce de toutes à notre connaissance. Par ailleurs, au moins dans notre contexte expérimental, la recherche quasi-exclusive de capitules de qualité n'aurait pas réduit sensiblement la variabilité de la précocité permettant encore la sélection de ce caractère en I_3 ou I_4 .

b) *Rendement total*

Il est défini comme le poids total de capitules récoltés sur chaque plante, soit de 550 à 1 550 g en 1975 et 850 à 1 400 g en 1976. Comme dans le cas précédent, la variabilité à l'intérieur des origines et des lignées est importante.

L'examen des données (tabl. 7) montre, semble-t-il :

— une assez forte différence de position des lignées et des origines au cours des deux années d'essai; nous verrons plus loin que la liaison entre les mesures de 1975 et de 1976 ne sont pas significatives;

— une fréquence relativement élevée (19 p. 100 en 1975 et 29 p. 100 en 1976) de lignées productives; celles issues de « Camus » et de « Violet de Camargue » étant assez médiocres pour des raisons d'ailleurs opposées (voir constituants du rendement).

c) *Constituants du rendement*

Le rendement individuel peut être envisagé comme le produit, nombre de capitules $\times$ poids, l'habitude ayant été prise de distinguer les deux premiers ordres de capitule.

● *Nombre de capitules par plante*: la hampe florale groupe de 3, 5 à 8 capitules, soit 5 en moyenne. On peut observer (tabl. 8) :

— une variabilité assez modérée au niveau des origines, sauf pour « Violet de Provence » et dans une moindre mesure « Violet de Camargue »;

— une fréquence élevée (33 p. 100) de lignées ramifiées, plus particulièrement parmi celles issues de « Violet de Provence » et de « Romanesco ».

TABLEAU 6

Précocité des lignées selon leur cultivar d'origine

Précocité décroissante	Cultivars / années		« Violet de Provence »		« Romanesco ₁ »		« Romanesco ₂ »		« Camus » × « Violet » CAVO		« Precoce di « Jesi »		« Camus »		« Violet de Camargue »	
	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976
Très précoce	1	3														
Précoce	3	3		1												
Normale	8	1		1	2	3	1									
Tardive	3		5	1	7	5	1		1							1
Très tardive	1		5	5	4	1	2	4	2	16	6	3	5	10		
Σ	16	7	10	8	13	9	4	4	3	16	6	3	5	11		

TABLEAU 7

Productivité des lignées selon leur cultivar d'origine

Précocité décroissante	Cultivars/ années		« Camus » × « Violet » CAVO		« Violet de Provence »		« Romanesco ₂ »		« Précoce di Jesi »		« Camus »		« Romanesco ₁ »		« Violet de Camargue »	
	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976
Très productive	1		1										1			
Productive	3	2	3	1	3	6		3				4				
Normale		2	4	6	4	2	3	10			2		2		1	1
Peu productive			7		6	1		3			3	1	4		2	7
Très peu productive			1								1		4		2	3
Σ	4	4	16	7	13	9	3	16			6	3	10	8	5	11

TABLEAU 8

Ramification de la hampe florale des lignées selon leur cultivar d'origine

Cultivars / années	« Violet de Provence »		« Romanesco ₂ »		« Violet de Camargue »		« Camus × « Violet » CAVO		« Précoce di Jesi »		« Romanesco ₁ »		« Camus »	
Ramification décroissante	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976
Forte	4	1												
Assez forte	6	3	3	4	1	2					3			
Moyenne	4	3	7	4	0	3	4	1		5	3		1	
Faible	1		3	1	4	5		3	3	10	2		2	3
Très faible	1					1				1	3		3	
Σ	16	7	13	9	5	11	4	4	3	16	10	8	6	3

TABLEAU 9

Poids des capitules de 1^{er} ordre des lignées selon leur cultivar d'origine

Poids décroissant	Cultivars / années		« Camus × « Violet » CAVO		« Précoce di Jesi »		« Romanesco ₂ »		« Romanesco ₁ »		« Camus »		« Violet de Provence »		« Violet de Camargue »	
	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1979	1975	1976
Très gros	1															
Gros	2	1	1	5		1		1					1			
Assez gros	1	2	1	6	3	5	1	4	2	2	1	2				
Moyen		1	1	3	8	3	3	2	3	1	4	4				
Assez petit				2	2		4	1	1		4	1			2	5
Petit							2				5				2	3
Très petit											1				1	3
Σ	4	4	3	16	13	9	10	8	6	3	16	7			5	11

● *Poids des capitules de premier ordre* : pour un stade de récolte convenable, ils pèsent de 120 à 450 g. Le classement varie peu au cours des deux années, sauf à l'intérieur de l'origine « Romanesco : RERI ».

Le classement en 7 groupes (tabl. 9) paraît révéler :

— une variabilité assez modérée au niveau des origines, sauf pour « Violet de Provence » et dans une moindre mesure « Romanesco 1 »;

— les fréquences très faibles (soit 1,3 p.100) des très gros capitules et relativement basses des gros capitules observés surtout dans les lignées issues de « Precoco di Jesi » et de CAVO; ainsi, la lignée CAVO 1-2-4 est, avec un poids de 470 g, supérieure à toutes les autres en 1975. Le classement des origines suit assez bien celui des cultivars.

L'étude des capitules d'ordres supérieurs permet des conclusions semblables. On notera, par exemple, le poids moyen exceptionnel de 420 g pour RI 5-1-6 en 1976 et surtout la qualité des lignées provenant de « Precoco di Jesi » et « CAVO ». Par contre, les petits capitules sont fréquents dans celles issues de « Violet de Camargue ».

2. *Liaison entre les facteurs de rendements*

Les liaisons entre caractères pouvant simplifier les choix, il a paru intéressant de calculer les corrélations entre certains facteurs éventuels de rendement, à la fois pour l'ensemble des lignées et pour les origines VA, RERI et RI. Quatre des huit corrélations étudiées sont significatives en 1975 comme en 1976. Au cours de ces deux années, poids et nombre des capitules varient en sens inverse bien que de façon non significative; par contre, la production est liée, d'une part, au nombre de capitules ($r = 0,735$ et $0,555$ pour 57 couples), d'autre part, au poids des seuls premiers ordres ($r = 0,698$ et $0,722$), d'où l'importance probablement non exclusive de ces deux caractères pour la constitution des rendements. Cette éventuelle propriété pourrait être intéressante dans un deuxième cycle de sélection dont les objectifs d'utilisation du capitule seraient plus nuancés. La production est également liée, mais dans une moindre mesure, à la précocité; il ne s'agit peut-être que d'un biais dû à l'assimilation de la précocité à la production hâtive et à la brièveté de la période de récolte. Les poids des capitules de différents ordres sont fortement corrélés ($r = 0,791$ et $0,780$). Ceci pourrait traduire une concurrence relativement faible et justifier le choix, après examen des seuls capitules de premier ordre et des rendements.

Ces relations compliquent quelque peu la tentative de jugement global.

3. *Tentative de comparaison globale*

Les 57 lignées en essai peuvent être notées selon leur rang pour chacun des caractères étudiés : précocité, ramification, poids des capitules de premier ordre et d'ordres supérieurs; la somme de ces notes permet un classement global pouvant être éprouvé par plusieurs tests de rangs non paramétriques. Malheureusement, les discriminants étant, à l'inverse des comparaisons, peu nombreux, nous n'avons pu qu'enregistrer des différences (test de FRIEDMANN) sans pouvoir classer les notes globales. Cependant, leur examen suggère au moins quatre observations :

— La plupart des lignées, envisagées dans leur ensemble ou par origine,

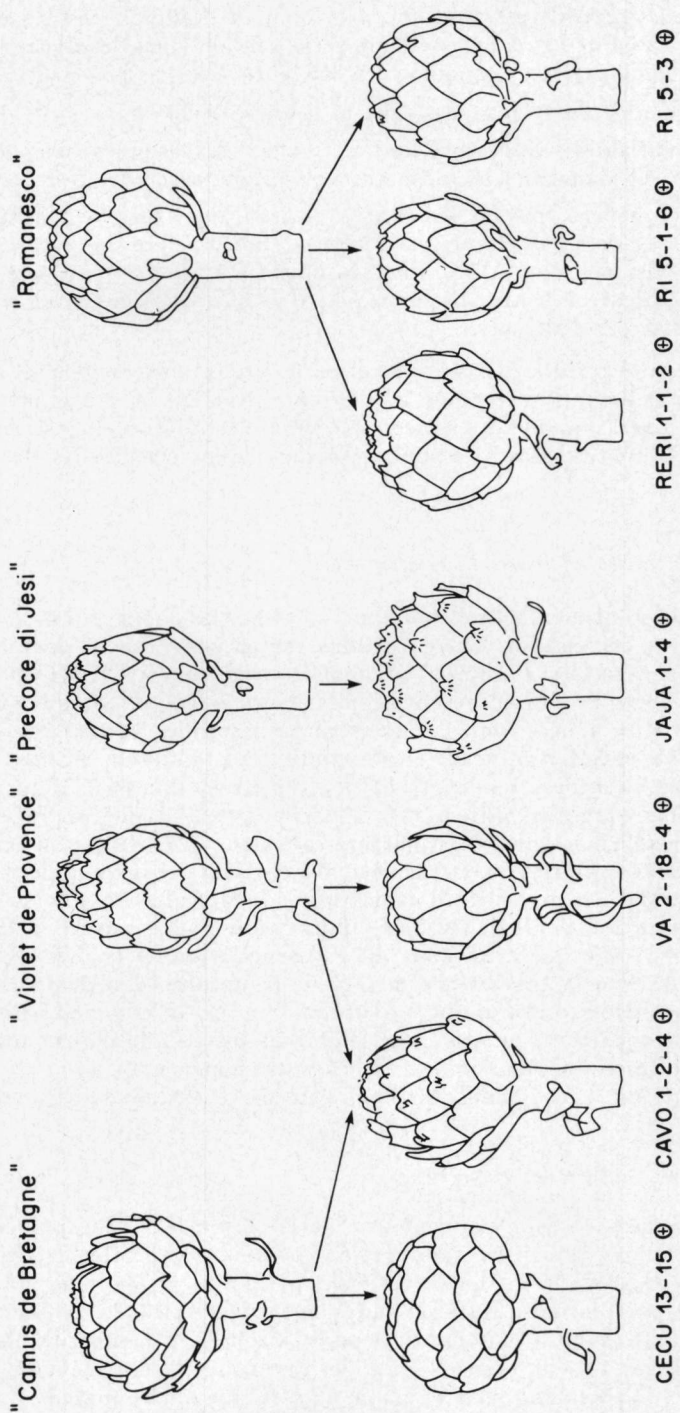


FIG. 9. — Sept des lignées retenues en 1976 et leur cultivar d'origine.

se groupent autour des valeurs médianes, ce qui paraît indiquer une certaine similitude à l'intérieur de chaque origine et un phénomène de « compensation » entre elles; ainsi, les lignées issues de « Violet de Provence » sont souvent très précoces et ramifiées mais leurs capitules sont petits.

— Les meilleures lignées représentent, les deux années, environ le quart de l'effectif en essai.

— Mais la contribution de chaque origine paraît différente : quasiment nulle pour FA et CECU, elle est importante pour CAVO et moyenne pour RERI et VA.

— La partie supérieure de ce classement global comprend la plupart des lignées retenues, mais certaines ont été exclues à cause de défauts graves tels que fasciation du capitule; inversement, des lignées globalement médiocres ont été retenues pour des qualités particulières ou pour leur aptitude spécifique à la combinaison. Ce classement global doit donc être utilisé avec précaution.

4. Description des meilleures lignées, comparaison avec les cultivars traditionnels

Il est difficile de réaliser un essai comparatif de clones et de lignées à cause des contraintes culturales et de multiplication. Toutefois, lorsque les cultivars et clones sont plantés à l'époque normale, c'est-à-dire première quinzaine d'août, et dans une parcelle voisine, on peut semble-t-il, rapprocher leurs résultats de ceux des semis effectués environ un mois plus tôt. C'est ce qui a été fait en 1975 et 1976.

Les figures 9 et 10 ainsi que le tableau 10 apportent des éléments concrets de comparaison qui peuvent être complétés par les appréciations suivantes :

CAVO 1-2-4: très productif grâce à sa ramification et au volume des capitules qui sont vert brillant plus ou moins lavé de violet et assez coriaces, ce qui leur

TABLEAU 10

Principales caractéristiques des lignées actuellement retenues

Caractères Variétés	Précocité production g/pl. au 8/5	Production totale g/pl.	Ramifica- tion nombre capitules par plante	Poids capitule 1 ^{er} ordre	Poids capitules ordres supérieurs
CAVO 1-2-4 (**)	370	2 100	6,2	470	313
CECU 13-15 (*)	63	971	4,0	312	210
JAJA 1-4 (*)	0	1 454	5,9	385	220
RERI 1-1-4 (***)	258	1 101	5,6	314	166
RERI 1-1-12 (*)	356	1 491	6,5	373	198
RI 5-1-6 (***)	72	1 168	4,2	380	231
RI 5-3 (**)	108	1 220	4,9	245	170
CARIBOU (***)	689	1 669	5,2	426	301
CAMERYS (***)	437	1 567	6,6	384	213
« Camus » (***)	99	1 009	3,4	369	232

(**) 1975; (*) 1976; (***) Moyenne 1975-1976.

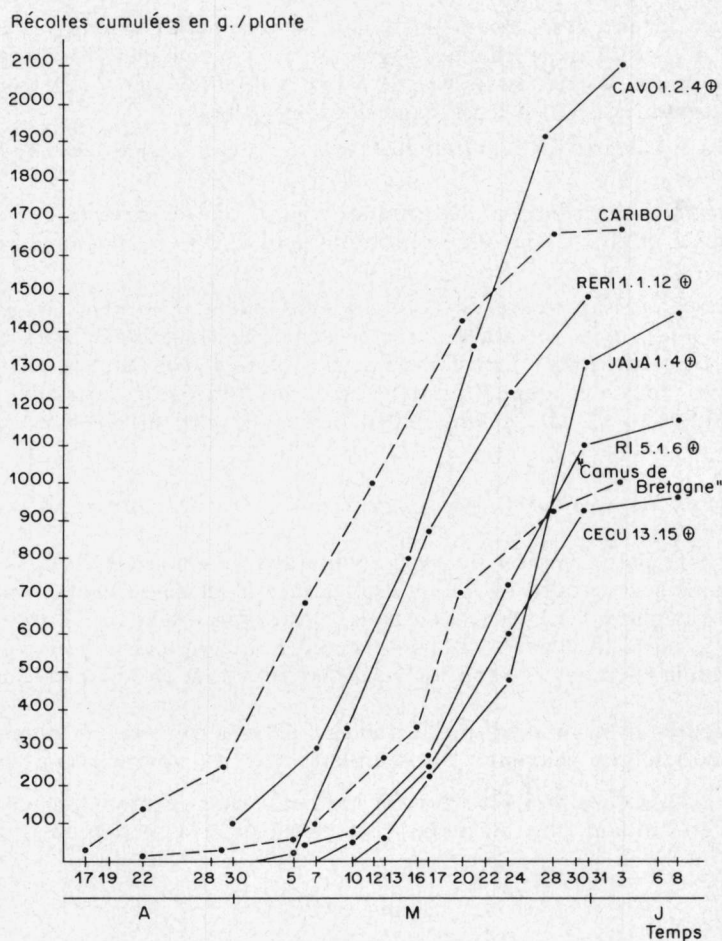


FIG. 10. — Déroulement des récoltes des lignées retenues en comparaison avec « Caribou » et « Camus de Bretagne ».

assure une bonne tenue à la conservation. Il est un peu plus tardif que CARIBOU et VA 2-18-4.

VA 2-18-4: est très précoce et très ramifié mais les capitules, surtout d'ordres supérieurs, sont petits et coriaces. Les bractées sont épaisses, un peu bombées, colorées de violet foncé et brillant.

CECU 13-15: la lignée est assez médiocre dans l'ensemble, mais la présentation des capitules, en particulier d'ordres supérieurs, est bonne. Les bractées vert clair montrent une lunule jaune assez nette et craignent assez les chocs.

JAJA 1-4: la production n'est que moyenne et très tardive. Les capitules vert amande assez mat, parfois à peine lavés de violet à la base, sont très beaux immédiatement après la récolte, mais malheureusement assez fragiles. Ses qualités agronomiques et technologiques sont en cours d'essai en Israël.

RERI 1-1-4 et *1-1-12* : relativement précoces, ces lignées ont de nombreux et beaux capitules, bien que ceux de second ordre soient assez petits; la coloration anthocyanique est très hétérogène, de lavée de violet à violet recouvrant; les bractées sont assez coriaces. Les capitules « vieillissent » assez vite, il convient donc de les récolter assez jeunes.

RI 5-3 : ses faibles rendements sont dus à la fois au volume réduit des capitules et à la médiocre ramification. Les capitules frais sont beaux et fermes mais les bractées fines et molles se déshydratent rapidement. Ils sont vert pâle à peine lavé de violet à la base, une lunule jaune marque leur extrémité.

RI 5-1-6 : est tardif et peu ramifié. Les capitules violet foncé sont assez beaux mais les bractées fines se dessèchent assez vite en conservation; ceux de second ordre sont relativement gros.

Dans les conditions expérimentales, le niveau de précocité est au mieux, c'est-à-dire pour *RERI 1-1-12* et *VA 2-18-4*, situé entre les cultivars classiques en culture de printemps tels que « Camus » ou « Blanc Hyerois » et les meilleurs clones obtenus à la Station de Montfavet, *CARIBOU* et *CAMERYS*. Mais le plus souvent, la précocité des semis est de beaucoup inférieure à celle des clones, même lorsque la mise en place est contemporaine. La productivité des lignées est généralement au moins comparable à celle des cultivars mais seule *CAVO 1-2-4* peut soutenir la comparaison avec *CARIBOU*. La ramification et le poids du capitule de premier ordre sont satisfaisants mais les capitules d'ordres supérieurs sont généralement un peu trop petits.

D. — Problèmes en suspens et conclusions

La possibilité de créer des lignées de performances à peu près comparables aux cultivars actuels paraît prouvée. Toutefois, on peut souvent leur reprocher la qualité insuffisante des capitules d'ordres supérieurs et surtout, ce qui est plus inquiétant, une certaine tardiveté. En restant dans le cadre du matériel obtenu au cours du premier cycle, on pourrait songer à corriger ces défauts par des techniques culturales appropriées, y compris l'utilisation de substances régulatrices de la croissance ou du développement. Malheureusement, la longue étude des cultures traditionnelles (I.N.R.A., 1964-68; FOURY, 1977) ainsi que des travaux en cours montrent clairement que la précocité est liée, d'une part, à l'induction florale dont les conditions ne sont pas encore pleinement élucidées, d'autre part, à la croissance ultérieure de l'inflorescence, laquelle est bien sûr très dépendante du milieu, température en particulier. Par contre, divers indices laissent supposer l'interférence des facteurs génétiques sur la mise à fleur. Un programme visant à l'abaissement du niveau d'induction paraît séduisant mais les connaissances physiologiques actuelles sont insuffisantes pour établir un crible de sélection fiable et efficace.

La meilleure utilisation du matériel existant n'en reste pas moins soumise à la mise au point des techniques culturales.

Par ailleurs, une autre limite au succès pratique de l'entreprise a été récemment discutée (FOURY *et al.*, 1978) : il s'agit de la production de semences plus ou moins compromise par les conditions climatiques, sanitaires, génétiques et sans doute culturales.

Quoi qu'il en soit, et outre les quatre lignées, CAVO 1-2-4, JAJA 1-4, RERI 1-1-12 et RI 5-3, méritant une active expérimentation multilocale, nous avons réuni un abondant matériel dont les qualités complémentaires devraient permettre un fructueux deuxième cycle de sélection. Une des modalités possibles en sera examinée ultérieurement.

Reçu pour publication en février 1979.

Remerciements

Nous sommes très reconnaissant à MM. P. PECAUT (I.N.R.A., Montfavet), Y. HERVÉ (E.N.S.A., Rennes) et H. CACHON (E.N.S.H., Versailles) de leurs encouragements, de leurs critiques bienveillantes et de leurs très nombreuses suggestions ayant permis l'élaboration de cette note.

Summary

Some practical aspects of single plant selection in globe artichoke (Cynara scolymus L.) I. Creation of lines

France produces about 130 000 metric tons of globe artichoke and is, for this vegetable, the third country in the world after Italy and Spain. The tonnage has increased very much from 1945 to 1962, but it is approximately stable since. The yields are little less than Italian, on the other hand rather low, the cost is, subsequently, high. The seasonal supplies and demands are never well adjusted. The restoring of this very traditional cultivation has become a necessity. The improvement of plant, with the objectives, among others, to simplify processes of cultivation, to fit, in the best, the heads and different uses: sale on the market, canning, seems an important factor of progress.

First a clonal selection of "Violet de Provence" c.v. was carried out (1958-1965) in the Plant Breeding Station at Montfavet (I.N.R.A.) and in open field at Hyères.

Afterwards a single plant selection has been undertaken from 16 cultivars of some origins like Italy, Spain, Greece and France. A number of basic studies are worked out to bring this programme to a successful issue. Several ways of seed production have been perfected: making by hand for experimental purposes, and in enclosed space with bees for trading objectives. The sowings in the end of winter allow to shorten agricultural cycle, to protect plants against frost, and to point out as well as possible elementary or strongly heritable characters. But the practical estimation of progenies must be carried out in long cycle, that means after summer sowing. The earliness appears better ringed by study of cumulated yields in the time than any other method. The selected plants are propagated by suckers to give, each, a seed bearer clone. These plants must be protected against frost along the winter. During the first selection cycle, at least, seed bearers are always clone, because so, is obtained the best possible balance, between homogeneity, fixity of characters, exuberance of progenies and fruitfulness of seed-bearers.

The variability of forms and colours both the feeble importance of its utilizable part are well made clear by progeny I₁ of "Liscio Sardo Precossissimo," an Italian cultivar. Nevertheless, in most of the cases and characters, the amplitude of individual variation of I₁ is little higher than the one of mother-cultivar. That is, in the first case, heterogeneity linked with physiological condition, which is very considerable.

In 1965 and 1966 about 5 000 plants born of crosses between some cultivars were observed and only 102 kept, but were leaved later on. From 1967 to 1969 approximately 10 000 plants I₁ were observed and 134 kept of which only very few conducted to I₄ on I₅. At this standard and in most cases the morphological and physiological homogeneities may be regarded as satisfying, the decline of vigor remaining compatible with cultivation or possibly counterbalanced by increase of density of population. Unfortunately the loss of fruitfulness is often very high and the seed production, in practical conditions, may be difficult. Among the unfavourable charac-

ters rising up along the inbreeding, the fasciation of heads, which often happens in progenies of "Romanesco", italian cultivar, is probably the most difficult to remove.

The comparison of numerous lines during two successive years gives some indications on main characters interesting the plant-breeder. Earliness seems strongly heritable, and consequently, the cultivars shall offer different potentialities: in respect of actual knowledge, "Violet de Provence" and "Romanesco" are the best begetters, but "Tudela", a spanish cultivar, worth some observations again. The number of heads per plants is relatively steady in different strains of each cultivar tested in these works, but the progenies of "Violet de Provence" and less of "Romanesco" are generally more branched. The large heads are frequent, mainly in progenies of "Precoce di Jesi", CAVO ("Camus" $\times$ "Violet de Provence"), the smallest in these of "Violet de Camargue" and "Violet de Provence".

At the end of this first cycle of improvement, 8 lines are kept: VA 2-18-4, RERI 1-1-4 and mainly CAVO 1-2-4 offer comparable standings to actual cultivars for yields, earliness and quality of heads. Their cultivation, probably less complicated and more easily mechanisable than traditional varieties should ensure it some success in countries with mild winter. Besides the material brought together by these works should allow a good second cycle of improvement.

Références bibliographiques

- BIANCO V. V., SEMERARO D., 1967. Relazione tra accrescimento dei capolini ed accrescimento dei pappi florali in quattro varietà di carciofo. In *Atti del 1° Congresso internazionale di Studi sul Carciofo*, Bari, 23-24 novembre 1967.
- CORRE J., FOURY C., GUMBARD C., MARTIN F., MOULIN J. C., RICO F., 1976. Deux nouvelles obtentions de l'I.N.R.A. : les clones d'artichaut CAMERYS et CARIBOU. *Pépiniéristes, Hor. Maraîchers* **172**, 13-19.
- DELLACECCA V., BIANCO V., 1967. Valore agronomico delle gemme in relazione alla loro posizione sul rizoma di carciofo. *Atti del 1° Congresso internazionale di Studi sul Carciofo*, 21-35.
- DELLACECCA V., MAGNIFICO V., MARZI V., PORCEDU E., SCARASCIA MUGNOZZA G. T., 1973. Contributo alla conoscenza delle varietà di carciofo coltivate nel mondo. *Atti del 2° Congresso internazionale di Studi sul Carciofo*, 199-235.
- DELLACECCA V., MARZI V., 1973. Influenza della densità culturale e della scarducciatura sulla produzione e sulle caratteristiche qualitative dei capolini di carciofo. *Atti del 2° Congresso internazionale di Studi sul Carciofo*.
- DONALD C. M., HAMBLIN J., 1976. The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Adv. Agron.*, **28**.
- FOUREL A., 1977. Principales caractéristiques du marché français des légumes. *C.T.I.F.L.-Documents*, **53**, 1-64.
- FOURY C., 1967-1969. Étude de la biologie florale de l'artichaut (*Cynara scolymus* L.); application à la sélection.
- 1^{re} partie : données sur la biologie florale. *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (4), 357-373.
- 2^e partie : étude des descendance obtenues en fécondation contrôlée. *Ann. Amélior. Plantes*, **19** (1), 23-52.
- FOURY C., POCHARD E., CHAMBONNET D., 1968. Les clones d'artichaut « Violet de Provence » sélectionnés par l'I.N.R.A. et multipliés par le C.T.I.F.L. *C.T.I.F.L.-Documents*, n° 20, 1-6.
- FOURY C., 1969. L'amélioration de l'artichaut. *Pépiniéristes Hort. Maraîchers*, **96**, 5639-5649.
- FOURY C., 1970. Quelques aspects techniques de la culture de l'artichaut. *FAO/PNUD. ESR: SF/ALG 8. Rapport technique*, 1.
- FOURY C., MARTIN F., 1973. Étude des possibilités de création et d'utilisation de variétés d'artichaut issues de semences. *Atti del 2° Congresso internazionale di Studi sul Carciofo*, 667-679.
- FOURY C., LA MALFA G., 1973. Risultati di ricerche sull'accrescimento e sullo sviluppo di piante da seme di linee di carciofo di una nuova costituzione coltivate in ambienti diversi. *Atti del 2° Congresso internazionale di Studi sul Carciofo*, 329-341.
- FOURY C., 1976a. L'artichaut : évolution de la production mondiale. *Agriculture*, **397**, 176-177; **398**, 220-223.
- FOURY C., 1976b. L'artichaut : in « Cultures légumières de plein champ ». *Bull. techn. Inform.*, **311**, 415-432.

- FOURY C., 1977. Essai d'application d'acide gibberellico GA₃ sur une culture d'artichaut de printemps (*Cynara scolymus* L. cultivar « Blanc Hyérois »). *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (4), 411-426.
- FOURY C., CADILHAC B., AUBERT S., 1977. Observations sur les teneurs en chlorophylle et en cynarine et sur la structure des chloroplastes d'un mutant d'artichaut (*Cynara scolymus* L.) à feuilles jaunes. *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (5), 587-602.
- FOURY C., AUBERT S., 1977. Observations préliminaires sur la présence et la répartition de pigments anthocyaniques dans un mutant d'artichaut (*Cynara scolymus* L.) à fleurs blanches. *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (5), 603-612.
- FOURY C., 1978. Quelques aspects de l'histoire des variétés d'artichaut (*Cynara scolymus* L.). *J. Agric. trop. Bot. appl.*, **25** (1), 25-50.
- FOURY C., MARTIN F., IMPERIALI M., 1978. Remarques sur la production de semences d'artichaut (*Cynara scolymus* L.). *Ann. Amélior. Plantes*, **28** (1), 45-60.
- GUIMBAR D., CORRE J., 1972. *Réflexions sur la culture de l'artichaut en Bretagne*. I.N.R.A., S.E.I., 35 p.
- I.N.R.A., 1964-1968. *Rapports annuels d'activité de la Station d'Amélioration des Plantes Maraîchères d'Avignon-Montfavet*.
- JANNACCONE A., 1967. Ricerche sperimentali sulla biologica del carciofo (*Cynara scolymus* L.). *Rev. Agron.*, **1** (1), 6-13.
- LA MALFA G., FOURY C., 1971. Aspects de la multiplication végétative de l'artichaut dans le bassin occidental de la Méditerranée. *Pépiniéristes Hort. Maraîchers*, **114**, 19-29.
- LA MALFA G., FOURY C., 1973. Caratteristiche morfologiche e biologiche delle piante di *Cynara scolymus* L. In rapporto agli organi di moltiplicazione. *Atti del 2° Congresso internazionale di Studi sul Carciofo*, 407-418.
- NUCIFORA A., 1967. Su alcuni aspetti dell'etologia di *Terellia fusicornis* (LOEW) (diptera, tripetidae) in Sicilia. *Atti del 1° Congresso internazionale di Studi sul Carciofo*, 217-223.
- PERRINO P., PACUCCI G., 1974. Indagine su alcune tecniche di autofecondazione e di incrocio del carciofo (*Cynara scolymus* L.). *Sementi elette*, **20** (4), 3-10.
- POCHARD E., 1961. Les stades phénologiques de l'artichaut. In *Rapport annuel de la Station d'Amélioration des Plantes Maraîchères d'Avignon-Montfavet*.
- POCHARD E., FOURY C., CHAMBONNET D., 1967. Il miglioramento genetico del carciofo. *Atti del 1° Congresso internazionale di Studi sul carciofo*, 117-143.
- PORCEDU E., DELLACECCA V., BIANCO V., 1973. Classificazione numerica di cultivar di carciofo. *Atti del 2° Congresso internazionale di Studi sul Carciofo*, 1105-1119.
- SCARASCIA-MUGNOZZA G. T., 1967. Primi risultati di studi di genetica e radiogenetica del carciofo. *Atti del 1° Congresso internazionale di Studi sul Carciofo*, 145-155.

L'observation des chromosomes de *Cichorium intybus* L. au moyen de la technique du Giemsa C-banding.

J.-P. TILQUIN (*), M. DUJARDIN (**) et B.-P. LOUANT (**)

(*) Laboratoire de Cytogénétique de la Faculté des Sciences de l'Université Catholique de Louvain,
4, place Croix du Sud, 1348, Louvain-la-Neuve, Belgique

(**) Laboratoire de Phytotechnie tropicale et subtropicale
de la Faculté des Sciences agronomiques de l'Université Catholique de Louvain,
3, place Croix du Sud, 1348, Louvain-la-Neuve, Belgique

Résumé

La technique de coloration au Giemsa décrite par MARKS (1975) a été appliquée pour mettre en évidence des bandes C hétérochromatiques sur les chromosomes métaphasiques dans les cellules somatiques de *Cichorium intybus* L. Des bandes centromériques, télomériques et intercalaires sont obtenues dans les neuf paires et les homologues sont identifiés grâce au spectre de bandes spécifique à chaque chromosome.

Un caryogramme est établi par l'analyse des bandes hétérochromatiques et est comparé à celui réalisé antérieurement par la coloration classique de Feulgen.

En outre, une variation dans l'hétérochromaticité est observée entre chromosomes homologues; celle-ci pourrait être la conséquence d'une hétérozygotie structurale. En effet, la présence d'une grande bande intensément colorée n'est observée que sur un chromosome de la paire.

Introduction

La Chicorée de Bruxelles, dite Chicorée Witloof, plus généralement connue en France sous le nom d'Endive, est une forme cultivée de *Cichorium intybus* L. Cette plante est allogame dans la nature.

Dans le but de compléter la description de son complément chromosomique faite par DUJARDIN *et al.* (1979) et sans présumer des autres possibilités que pourrait offrir la technique du Giemsa C-Banding ⁽¹⁾, on peut considérer que ce procédé de coloration sélective de l'hétérochromatine constitutive, doit être testé sur *C. intybus*.

Cette technique n'est pas encore d'application générale pour l'analyse cyto-

(1) La description détaillée de cette technique est donnée au chapitre suivant : « Matériel et Méthodes ».

logique des mitoses chez les espèces végétales. En effet, les réactions aux colorants imposent de tester les résultats et d'adapter éventuellement la méthode au matériel végétal étudié. Néanmoins, depuis que PARDUE et GALL (1970) ont démontré que chez la souris l'hétérochromatine constitutive peut être colorée sélectivement par une solution de Giemsa, plusieurs auteurs ont déjà décrit des techniques appropriées à l'examen des garnitures chromosomiques de certaines espèces végétales (VOSA et MARCHI, 1972; NATARAJAN et NATARAJAN, 1972; SCHWEIZER, 1973; FILION, 1974; GILL et KIMBER, 1974; MARKS et SCHWEIZER, 1974). Aujourd'hui cet outil peut être largement utilisé en vue d'établir des caryogrammes (VOSA, 1975; GREILHUBER et SPETA, 1976; KENTON, 1978), pour étudier les affinités entre génomes (LINDE-LAURSEN, 1975), et afin d'identifier l'origine d'hybrides interspécifiques (MERKER, 1973; SINGH et RÖBBELEN, 1975).

Matériel et méthodes

Un individu issu d'une purification généalogique ⁽¹⁾ est utilisé pour éprouver la méthode du Giemsa C-Banding en vue de l'identification des chromosomes. C'est le procédé de différenciation au Giemsa de MARKS (1975) qui est le mieux adapté à notre matériel bien que quelques modifications doivent lui être apportées.

Prétraitement et fixation

Les racicelles en croissance active sont prélevées sur des carottes de Chicorée placées en aquiculture; elles sont prétraitées durant 4 heures à température normale à la 8-hydroxyquinoléine (0.002 M). Elles sont ensuite fixées pendant environ 12 heures dans un mélange de 3 volumes d'éthanol à 96 p. 100 pour 1 volume d'acide acétique glacial.

Hydrolyse

Le matériel fixé est placé pendant 12 minutes dans l'acide acétique à 45 p. 100 préchauffé à 60 °C; l'hydrolyse est alors arrêtée en transférant les racicelles dans de l'eau distillée froide. Une macération complémentaire d'environ 15 minutes, est réalisée dans une solution aqueuse à 1 p. 100 de macérozyme R-10.

Frottis

L'étalement des tissus des pointes de racine est réalisé dans une goutte d'acide acétique à 45 p. 100. Les couvre-objets sont décollés rapidement après congélation au CO₂. Les préparations sont séchées à 37 °C au moins pendant 24 heures.

Coloration

Les préparations sont immergées, pendant 10 minutes et à température ambiante normale, dans une solution saturée d'hydroxyde de baryum (4,5 gr

⁽¹⁾ Ce matériel végétal nous a aimablement été fourni par la Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes de l'I.N.R.A. à Versailles.

d'hydroxyde de baryum dans 100 ml d'eau distillée). Elles sont ensuite rincées à l'eau courante puis à l'eau distillée avant d'être placées une heure à 60 °C dans une solution $2 \times \text{SSC}$ (0,3 M de chlorure de sodium + 0,03 M de citrate trisodique). Après un rinçage rapide à l'eau distillée, le matériel est laissé environ 12 heures dans une solution fraîchement préparée de Giemsa (G.T. Gurr's R 66, dilué 50 fois dans un tampon phosphate M/15 Sørensen, pH = 6,9).

Après un dernier rinçage, les préparations sont à nouveau séchées à 37 °C pendant une douzaine d'heures puis montées à l'euparal.

Résultats

La figure 1 montre les chromosomes en métaphase colorés par la méthode décrite ci-dessus dans une cellule somatique de *C. intybus*. Un certain nombre de bandes C, hétérochromatiques à divers degrés, sont mises en évidence sur ces chromosomes.

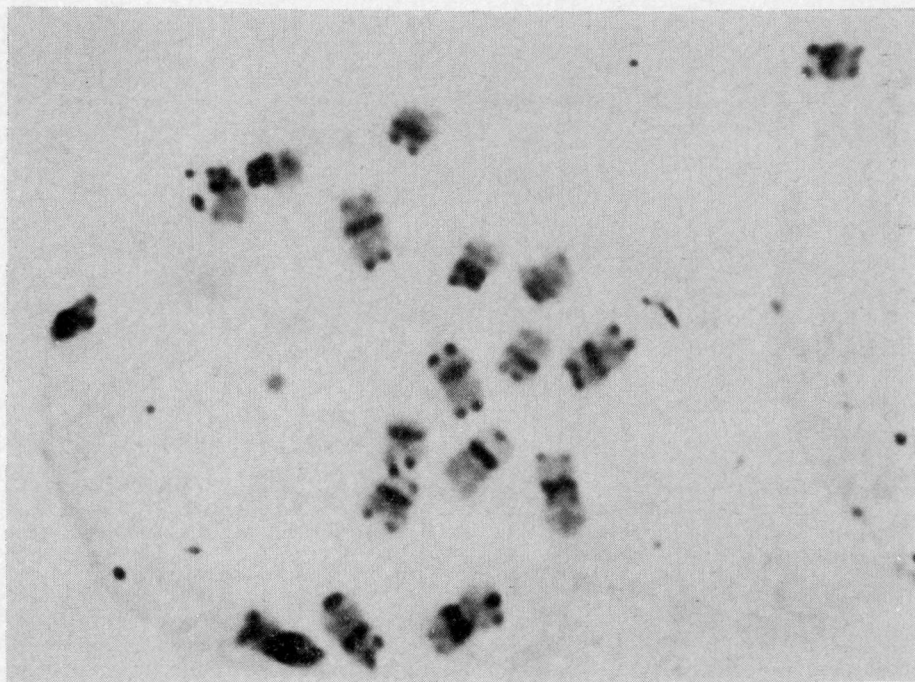


FIG. 1. — Complément chromosomique de *Cichorium intybus* L. coloré au C-Banding dans une cellule somatique en métaphase (Grossissement 2 600 $\times$).

Une analyse détaillée de ce complément chromosomique est réalisée. Les bandes sont observées sur tous les chromosomes : elles apparaissent dans les régions centromériques, télomériques ou intercalaires. Il paraît intéressant de donner pour chaque chromosome une description de son spectre de bandes, de les regrouper par paires et d'établir ainsi le caryotype (fig. 2-1).

Les chromosomes sont classés suivant leurs dimensions afin de faciliter la comparaison avec les résultats de notre première étude du caryogramme (DUJARDIN *et al.*, 1979). Nous envisageons successivement le groupe des chromosomes longs (paires I, II, III et IV) et celui des chromosomes courts (paires V, VI, VII, VIII et IX).

La paire I mérite une attention particulière : en effet, le chromosome Ia qui est pourvu d'une grande bande centromérique densément colorée et d'une grande zone hétérochromatique immédiatement repérable occupant près de la moitié du bras court, est unique dans le complément chromosomique. Ce chromosome ne peut guère être apparié qu'avec le chromosome Ib, son homologue présumé

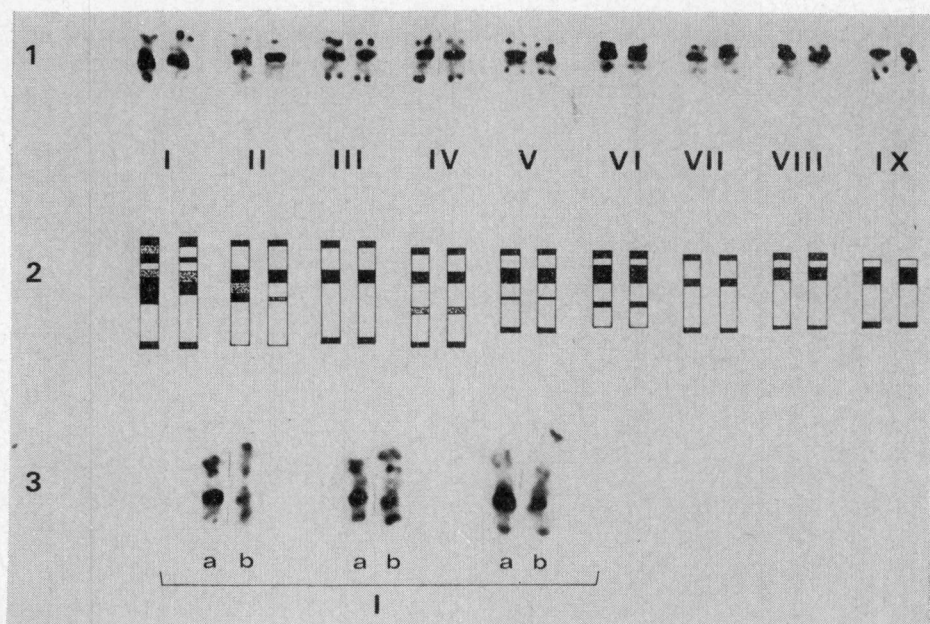


FIG. 2. — 1. Caryotype des chromosomes de *Cichorium intybus* L. établi à partir du complément de la figure 1 (Grossissement 1950). 2. Caryogramme de *Cichorium intybus* L. montrant la position et l'intensité des bandes C. 3. Homologues présumés de la paire I dans trois cellules du même frottis (Grossissement 2 250 $\times$).

qui possède une bande centromérique moins grande et moins hétérochromatique et une bande télomérique normalement colorée. De plus, le chromosome Ib présente sur le bras court une bande intercalaire qui correspond vraisemblablement à une constriction secondaire, identifiée auparavant comme une région allocyclique.

La figure 2-3 illustre la description précédente de la paire I. Elle montre, en outre, qu'entre les chromosomes homologues Ia et Ib, observés dans différentes cellules d'un même frottis, existe toujours la même discordance du spectre de bandes.

La paire II est facilement identifiée en raison de l'absence de bande terminale sur le bras long, ce qui la différencie de la paire I de dimension presque identique. De plus, un des chromosomes de la paire possède une bande intercalaire moyen-

nement colorée et adjacente à la bande centromérique. Notons que cette bande est à peine apparente chez l'homologue de ce chromosome.

Les paires III et IV sont très semblables au point de vue de la position des bandes. Cependant, une bande intercalaire, faiblement hétérochromatique, n'est observée que sur le bras long des chromosomes de la paire IV.

Au sein du second groupe, les chromosomes, de faible dimension, se définissent aisément par leur différenciation longitudinale.

Ainsi, la paire V est caractérisée par des bandes terminales sur les deux bras, tandis que la paire VI en est dépourvue seulement sur le bras long. Sur les chromosomes de la paire VII, la bande intercalaire manque et la bande télomérique apparaît très étroite.

La paire VIII ressemble très fortement à la précédente; toutefois, elle en diffère par la position de la bande principale qui semble être péricentromérique ou unilatérale sur le bras court.

Enfin, c'est par leur faible dimension et l'absence de télomères colorés sur le bras court que se reconnaissent les chromosomes de la paire IX. La bande principale qui les caractérise est située sur le bras court et avoisine le centromère.

Ces résultats permettent de confirmer et de compléter le caryogramme de *C. intybus* (fig. 2-2).

Discussion

La mise en évidence de bandes hétérochromatiques sur les chromosomes de *C. intybus* contribue à l'étude caryologique de cette plante. En effet, la présence, la position, la dimension, le nombre et l'intensité des bandes sont autant d'éléments qui complètent de façon très valable les caractères généralement utilisés dans l'étude morphologique des chromosomes tels que la longueur, la position de leur centromère ou le nombre de constriction secondaires. Ils constituent des caractères marqueurs utiles pour identifier chaque chromosome et assortir les homologues par paires.

Dans une note précédente, nous signalions que les chromosomes de *C. intybus* peuvent être séparés en deux groupes d'après leur dimension, mais nous montrions également combien l'uniformité morphologique des chromosomes à l'intérieur de chaque groupe pouvait compliquer l'identification des paires. La méthode du Giemsa C-Banding permet, quant à elle, de repérer les homologues dans le complément chromosomique et de les apparier avec bien plus de certitude que ne l'autorisent les techniques classiques de coloration, notamment celle du Feulgen. Elle confirme aussi la présence d'une constriction secondaire sur les chromosomes de la paire I.

Il est souvent difficile d'observer la totalité de la garniture chromosomique dans les écrasements. Il est néanmoins possible d'obtenir dans d'assez nombreuses cellules des résultats satisfaisants qui confirment ceux obtenus dans les préparations complètes.

Toutefois, certains problèmes subsistent : il reste difficile de faire coïncider en tous points les caryogrammes établis selon les deux méthodes de coloration. En effet, la dénaturation inhérente à la méthode, suivie de l'écrasement que nécessite le Giemsa C-Banding lors de la réalisation des préparations, provoque souvent la déformation des chromosomes ou l'apparition d'artefacts tels que la rupture du chromosome au niveau des constriction. De plus, la position

du centromère, très bien marquée par un étranglement avec la méthode de Feulgen, apparaît souvent avec le Giemsa comme une bande diffuse dont on ne peut affirmer sans risque d'erreur, surtout lorsqu'elle est importante, si elle est centromérique, péricentromérique ou unilatérale. En réalité, la méthode idéale devrait combiner successivement et sur la même plaque métaphasique les deux modes de coloration.

Chez *C. intybus*, les discordances dans l'hétérochromaticité observées entre les homologues d'un même lot, notamment entre homologues de la paire I et homologues de la paire II, constituent peut-être le résultat le plus intéressant de notre étude. Ces différences trouvées entre homologues pourraient, par exemple, être la conséquence d'une hétérozygotie chromatique résultant de réarrangements chromosomiques; mais alors, l'expression de tels réarrangements chez un individu issu d'autofécondations successives resterait à expliquer.

Conclusion

La technique de coloration sélective au Giemsa C-Banding s'applique fort bien à l'analyse du complément chromosomique de *C. intybus*: son utilisation permet l'identification des paires homologues.

L'exploitation de cette technique mérite, dès à présent, d'être proposée comme voie de recherche pour l'amélioration de la Chicorée. En effet, il est permis de se demander si les conséquences de l'endogamie, celle de l'autopollinisation stricte ne peuvent pas se manifester au niveau de la segmentation chromatique des chromosomes. D'éventuelles données sur l'origine du génome de *C. intybus* pourraient également transparaître grâce à l'examen comparé des caryogrammes: polyploïdie fragmentaire, hétérozygotie structurelle, etc. Cette technique pourrait aussi être d'un apport précieux dans l'étude des séries monosomiques. Enfin, n'offrirait-elle pas, même d'une manière restreinte et toute relative, des perspectives nouvelles dans l'identification variétale?

Reçu pour publication en mai 1979.

Remerciements

Nous adressons nos remerciements à M. H. BANNEROT de l'I.N.R.A. (Versailles) pour le matériel végétal aimablement cédé à notre Laboratoire et pour ses précieux conseils.

La collaboration de M. B. de KEYSER et G. GAROT a été très appréciée.

Ces travaux ont été financés par l'I.R.S.I.A. (Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture).

Summary

Use of Giemsa C-banding technique for looking chromosomes of Cichorium intybus L.

The Giemsa staining technique of Marks (1975) has been used to produce heterochromatic C-bands in the somatic metaphase chromosomes of *Cichorium intybus* L. Centromeric, telomeric and intercalary bands are obtained in the nine pairs and the homologous chromosomes are identified by the specific banding pattern of each chromosome.

A karyogram based on analysis of C-banded chromosomes is presented. Comparison is made with that obtained previously by the conventional Feulgen method.

The presence of a large dark stained band is observed on one single chromosome. This variation in the banding pattern between homologous chromosomes set could be the result of structural heterozygosity.

Références bibliographiques

- DUJARDIN M., LOUANT B. P., TILQUIN J. P., 1979. Détermination du caryogramme de *Cichorium intybus* L. *Ann. Amélior. Plantes* **29** (3), 305-310.
- FILION W. G., 1974. Differential Giemsa staining in plants. I. Banding patterns in three cultivars of *Tulipa*. *Chromosoma*, **49**, 51-60.
- GILL B. S., KIMBER G., 1974. A Giemsa C-banding technique for cereal chromosomes. *Cereal Res. Commun.*, **2**, 87-94.
- GREILHUBER J., SPETA F., 1976. C-banded karyotypes in the *Scilla hohenackeri* group, *S. persica* and *Puschkinia* (Liliaceae). *Plant Syst. Evol.*, **126**, 149-188.
- KENTON A., 1978. Giemsa C-banding in *Gibasis* (Commelinaceae). *Chromosoma*, **65**, 309-324.
- LINDE-LAURSEN I., 1975. Giemsa C-banding of chromosome of « Emir » barley. *Hereditas*, **81**, 285-289.
- MARKS G. E., 1975. The Giemsa-staining centromeres of *Nigella damascena*. *J. Cell. Sci.*, **18**, 19-25.
- MARKS G. E., SCHWEIZER D., 1974. Giemsa banding differences in *Anemone* and *Hepatica*. *Chromosoma* (Berl.), **44**, 405-416.
- MERKER A., 1973. A Giemsa technique for rapid identification of chromosomes in triticales. *Hereditas*, **75**, 280-282.
- NATARAJAN A. T., NATARAJAN S., 1972. The heterochromatin of *Rhoeo discolor*. *Hereditas*, **72**, 323-330.
- PARDUE M. L., GALL J. G., 1970. Chromosomal localisation of mouse satellite DNA. *Science*, **168**, 1356-1358.
- SCHWEIZER D., 1973. Differential staining of plant chromosomes with Giemsa. *Chromosoma*, **40**, 307-320.
- SINGH R. J., RÖBBELEN G., 1975. Comparison of somatic Giemsa banding pattern in several species of rye. *Z. Pflanzenzücht*, **75**, 270-285.
- VOSA C. G., 1975. The use of Giemsa and other staining techniques in karyotype analysis. *Curr. Adv. Plant Sci.*, **6**, 495-510.
- VOSA C. G., MARCHI P., 1972. Quinacrine fluorescence and Giemsa staining in plants. *Nature (New Biol.)*, **237**, 191-192.
-

Contribution à la différenciation des cultivars de Maïs au stade jeune à l'aide des polyphénols.

M. T. CHESNEAUX

*Groupe d'Études et de Contrôle des Variétés et des Semences, I.N.R.A.
La Minière 78280 Guyancourt*

Résumé

Parmi les nombreux polyphénols contenus dans les plantules de Maïs (gainés de première feuille), on peut détecter trois groupes de pigments : anthocyanes, flavones et acides phénoliques qu'il est possible d'évaluer quantitativement par chromatographie sur couche mince. L'étude de ces pigments a permis de mettre en évidence des différences variétales, en comparant l'équipement polyphénolique des hybrides et des lignées parentales. Il a été possible dans certaines combinaisons de constater un effet d'hétérosis à ce stade précoce.

Introduction

Parmi les caractères d'identification variétale du Maïs au stade adulte figure la présence ou l'absence d'anthocyane sur différents organes de la plante (CRONE, 1975; BHATIA et PANT, 1977). L'utilisation des cultures en conditions contrôlées rend possible la distinction des cultivars au stade plantule par simple observation visuelle de la première feuille. La coloration rouge de la première gaine, accentuée par un éclairage intense, permet d'observer des différences quantitatives entre cultivars (MONTIES, CHESNEAUX, HUTIN 1976). Les techniques d'analyse des polyphénols décrites par HARBORNE (1967), WONG (1976) et MONTIES (1973) appliquées aux plantules de Maïs, ont permis d'isoler et d'évaluer les pigments polyphénoliques en présence dans un but d'identification variétale, ainsi que MC KEE (1973) en avait déjà signalé la possibilité.

Plusieurs auteurs dont SHU MEI CHEN et COE (1977) et STYLES et CESKA (1977) ont étudié, par simple observation visuelle, l'hérédité du caractère présence d'anthocyane chez le Maïs au stade adulte.

Dans ce travail, nous avons tenté de préciser les relations de descendance entre cultivars au stade plantule comparant à l'aide de la chromatographie leur équipement polyphénolique.

Matériel et méthodes

Trente cultivars de Maïs ont été utilisés pour ce travail, parmi lesquels 15 lignées, 8 hybrides simples, 6 hybrides 3 voies et un hybride double. Tous les hybrides résultaient de croisements entre les lignées étudiées.

1. — *Production des plantules*

Vingt graines sont semées en terrines plastique sur vermiculite placées en chambres climatisées à 22 °C, avec un éclairage de 16 heures sous cadre lumineux équipé de tubes fluorescents et d'ampoules à incandescence fournissant 12 000 lux environ. L'arrosage est effectué à l'eau du robinet, sans alimentation complémentaire, pendant les 12 jours de la culture. Les plantules ont alors atteint le stade 3 à 4 feuilles, et il est possible de prélever la première feuille.

2. — *Extraction des pigments et analyse globale*

Les gaines de ces feuilles sont découpées en petits fragments de quelques millimètres et l'extraction a lieu par broyage dans 12 ml de méthanol acidifié (1 p. 100 HCl) pendant 30 secondes à la vitesse maximum (24 000 t/mn) d'un broyeur (ILA n° X1020). Les broyats sont ensuite centrifugés à 5 °C pendant 10 minutes (48 000 g). Les pigments sont dosés par spectrophotométrie dans le surnageant de centrifugation et aux longueurs d'onde des maximum d'absorption respectifs des pigments recherchés après dilution éventuelle des échantillons trop concentrés.

3. — *Densitométrie après chromatographie sur couche mince*

Les extraits sont concentrés par évaporation sous vide juste à sec et repris dans 1 ml de méthanol. Dix microlitres de chaque extrait sont déposés sur des plaques de cellulose (MN 300, 0,75 mm d'épaisseur) préparées au laboratoire. Deux solvants sont alors utilisés pour les développements :

A H W (acide acétique 25, acide chlorhydrique 3, eau 72) qui permet la séparation des anthocyanes et acides phénoliques.

A W (acide acétique 5, eau 95) qui permet la séparation des flavones après deux migrations successives.

Les composés polyphénoliques ainsi séparés sont analysés par densitométrie (Vitatron TLD 100) en transmission pour les taches visibles d'anthocyanes et en fluorimétrie et réflectométrie pour les deux autres pigments.

Résultats et discussion

I. — Évaluation quantitative globale

On observe des différences variétales pour la morphologie de la gaine de première feuille. Les unes sont courtes et minces ou encore courtes et épaisses, les autres longues et minces ou encore longues et épaisses. Il n'est donc pas possible de normaliser le nombre de gaines devant constituer l'échantillon. Après essais préliminaires, il a semblé préférable de constituer un échantillon de masse constante (1 g) de gaines pour tous les cultivars. Ce poids peut être atteint avec 7 gaines dans certains cas, et avec 18 ou 20 dans d'autres.

TABLEAU I

Absorbance relative des pigments aux différentes longueurs d'onde

	Nombre gaines	Longueur gaine (mm)	660 Nm Phéophy- tines	527 Nm Antho- cyanes	420 Nm Flavones	325 Nm Acides phéno- liques
Lignées :						
1	15	30	1,0	1,4	7,2	7,7
2	15	30	0,8	3,8	5,4	8,5
3	14	45	0,8	7,2	5,9	9,8
4	14	40	0,7	5,1	4,5	9,4
5	11	45	0,5	3,1	3,1	5,5
6	12	45	0,2	7,7	4,3	11,2
7	14	25	0,5	4,0	3,5	4,6
8	14	40	0,3	3,8	2,2	3,1
9	10	30	0,7	1,6	4,2	7,7
10	11	35	0,8	1,4	5,4	9,4
11	9	35	0,3	0,6	1,8	3,9
12	18	25	0,7	11,8	5,9	10,4
13	14	20	0,5	0,7	1,9	2,2
14	16	25	0,7	13,0	6,1	9,5
15	16	25	1,1	4,6	6,7	2,6
Hybrides simples :						
2 × 10	9	45	0,6	1,9	3,1	9,2
3 × 4	14	40	1,0	7,5	6,7	12,2
3 × 9	9	50	1,1	9,0	6,7	17,2
3 × 11	9	60	0,7	9,5	5,8	11,7
5 × 7	11	40	0,4	4,6	2,6	4,9
8 × 7	14	45	0,4	4,8	3,8	5,0
15 × 7	18	40	0,6	3,6	3,8	4,8
11 × 14	10	40	0,6	13,4	5,3	12,8
Hybrides (3 × 4) 11	13	45	0,6	8,0	4,4	12,5
3 voies : (8 × 7) 5	10	45	0,6	5,8	3,8	6,1
(8 × 7) 6	11	40	0,6	6,7	4,0	6,9
(8 × 7) 11	12	45	0,3	2,3	2,1	5,5
(8 × 7) 13	16	35	0,3	2,6	2,0	5,2
(8 × 7) 14	11	40	0,4	9,3	4,1	7,8
Hybride (11 × 14) × (8 × 7)	7	55	0,6	6,2	3,8	5,4

Le tableau 1 donne les résultats quantitatifs complets de l'absorbance aux 3 longueurs d'onde choisies (fig. 1), ainsi que le nombre et la longueur moyenne des gaines constituant l'échantillon d'un gramme de produit frais. De plus, figure également sur ce tableau, l'absorbance des phéophytines à 660 Nm. En effet, lors de l'estimation spectrophotométrique des anthocyanes, on doit appliquer une correction d'absorbance égale au $1/5$ de l'absorbance des phéophytines. Il faut

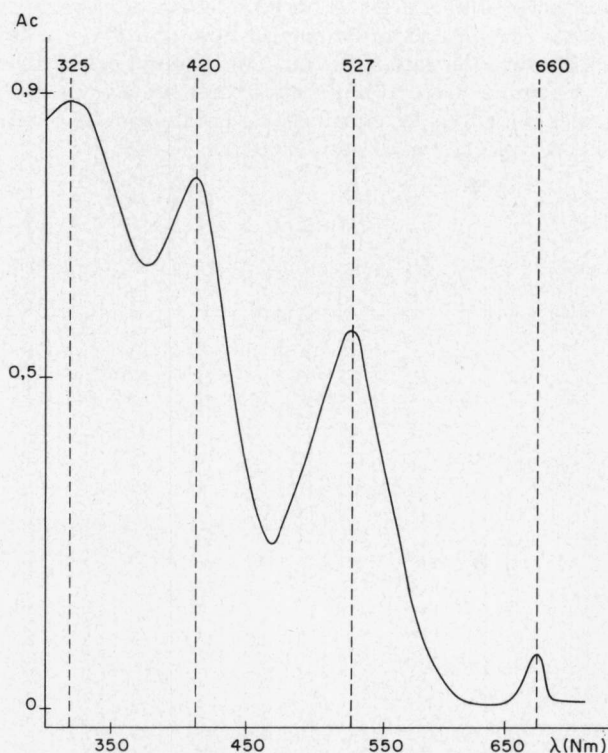


FIG. 1. — Spectre d'absorption des extraits méthanoliques.

En abscisse, L = longueur d'ondes.

En ordonnée Ac = densités optiques.

remarquer la grande diversité des absorbances à chaque longueur d'onde et donc des quantités de chacun des pigments caractérisant les cultivars. Même si ces absorbances, en particulier à 320 et 420 Nm, sont le fait de mélanges de pigments différents, ces valeurs pourraient presque constituer à elles seules une clé dichotomique d'identification. Un calcul de corrélation entre les teneurs des 3 pigments pour l'ensemble des échantillons montre une certaine relation entre la quantité d'anthocyanes et celle de flavones ($r = 0,501$), entre anthocyanes et acides phénoliques ($r = 0,644$) et entre flavones et acides phénoliques ($r = 0,630$). Quoi qu'il en soit, la comparaison de l'équipement polyphénolique entre hybrides et lignées est le point le plus intéressant de ce travail, en particulier pour les anthocyanes, car ces pigments sont pratiquement observés à l'état pur à 527 Nm. On constate que, dès le stade plantule, la vigueur hybride peut se manifester glo-

TABLEAU 2

*Comparaison de l'équipement global en pigments des hybrides simples
et de leurs lignées parentales*

	660 Nm Phéophytines	527 Nm Anthocyanes	420 Nm Flavones	325 Nm Acides phénoliques
2	0,8	3,8	5,4	8,5
10	0,8	1,4	5,4	9,4
2 × 10	0,6	1,9	3,1	9,2
3	0,8	7,2	5,9	9,8
4	0,7	5,1	4,5	9,4
3 × 4	1,0	7,5	6,7	12,2
3	0,8	7,2	5,9	9,8
9	0,7	1,6	4,2	7,7
3 × 9	1,1	9,0	6,7	17,2
3	0,8	7,2	5,9	9,8
11	0,3	0,6	1,8	3,9
3 × 11	0,7	9,5	5,8	11,7
5	0,5	3,1	3,1	5,5
7	0,5	4,0	3,5	4,6
5 × 7	0,4	4,6	2,6	4,9
8	0,3	3,8	2,2	3,1
7	0,5	4,0	3,5	4,6
8 × 7	0,4	4,8	3,8	5,0
11	0,3	0,6	1,8	3,9
14	0,7	13,0	6,1	9,5
11 × 14	0,6	13,4	5,3	12,8
15	1,1	4,6	6,7	2,6
7	0,5	4,0	3,5	4,6
15 × 7	0,6	3,6	3,8	4,8

balement, ce qui apparaît clairement au tableau 2. La quantité d'anthocyanes synthétisée par un hybride simple est supérieure à celle de chacun des parents. C'est le cas dans 6 combinaisons hybrides sur les 8 étudiées. Dans un cas (2×10) l'équipement en anthocyane est intermédiaire; dans un autre cas (15×7) l'hybride a un équipement inférieur à celui de chacune des lignées parentales, ceci pourrait s'expliquer par la faible longueur et la finesse des gaines (18 gaines nécessaires). Dans le cas des combinaisons hybrides 3 voies ou hybrides doubles étudiées, la teneur en anthocyane s'hérîte de manière additive.

Une comparaison analogue peut être faite pour les 2 autres séries de pigments. Pour les flavones, on trouve 2 combinaisons hybride simple (2×10) et (5×7) dont l'équipement est inférieur à celui des parents, toutes les autres combinaisons étant supérieures ou intermédiaires. Pour les acides phénoliques, 10 combinaisons

dépassent les parents, les 5 autres étant intermédiaires. Compte tenu du fait que les absorbances à 320 et 420 Nm sont le fait de mélanges et non de composés définis, ces résultats ne sauraient surprendre.

2. — Séparation qualitative

L'analyse des extraits par chromatographie sur couche mince permet de constater la présence dans les extraits méthanoliques de 5 anthocyanes ($a_1 \dots a_5$), 5 flavones ($f_1 \dots f_5$) et 5 acides phénoliques ($p_1 \dots p_5$) dont les *Rf* sont les suivants :

a_1	0,50	f_1	0,29	p_1	0,65
a_2	0,54	f_2	0,35	p_2	0,69
a_3	0,63	f_3	0,40	p_3	0,75
a_4	0,71	f_4	0,51	p_4	0,78
a_5	0,76	f_5	0,59	p_5	0,83

Les proportions relatives de chacun de ces pigments sont extrêmement différentes d'un cultivar à l'autre. Compte tenu de nos précédents résultats, on peut penser qu'il s'agit là d'une possibilité très fine d'identification variétale, qui constitue un complément d'informations à l'évaluation quantitative globale. Les figures 2, 3 et 4 montrent, à titre d'exemple, le comportement de 2 lignées paren-

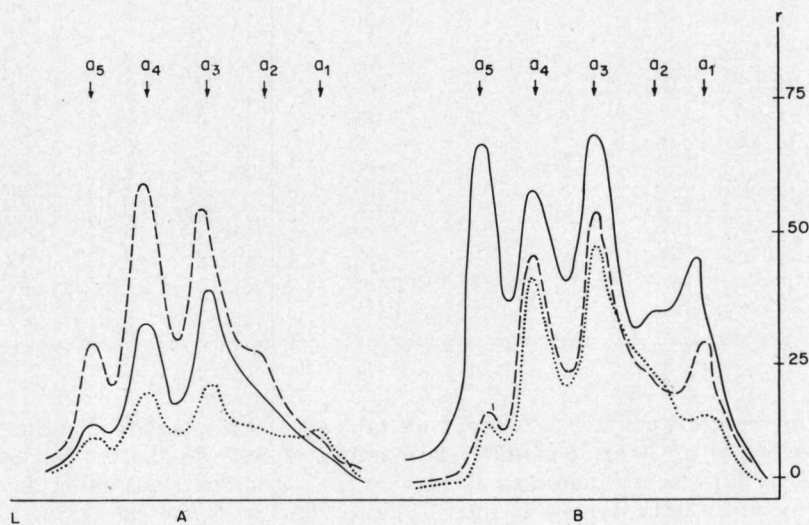


FIG. 2. — Enregistrement densitométrique des anthocyanes sur couche mince. Comparaison de deux hybrides simples et de leurs lignées parentales.

- A ————— Hybride simple 2×10
 - - - - - Lignée 2
 Lignée 10
- B ————— Hybride simple 8×7
 - - - - - Lignée 8
 Lignée 7

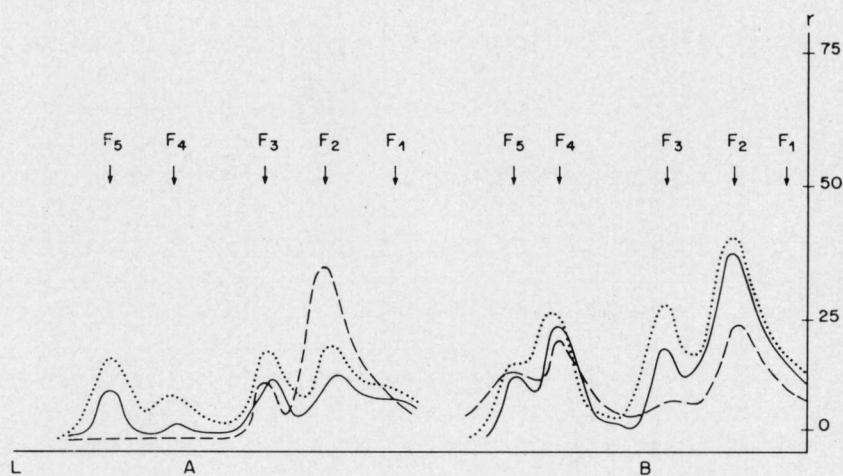


FIG. 3. — Enregistrement densitométrique des flavones sur couche mince.
Comparaison de deux hybrides simples et de leurs lignées parentales.

- A ————— Hybride simple 2×10
 - - - - - Lignée 2
 Lignée 10
- B ————— Hybride simple 8×7
 - - - - - Lignée 8
 Lignée 7

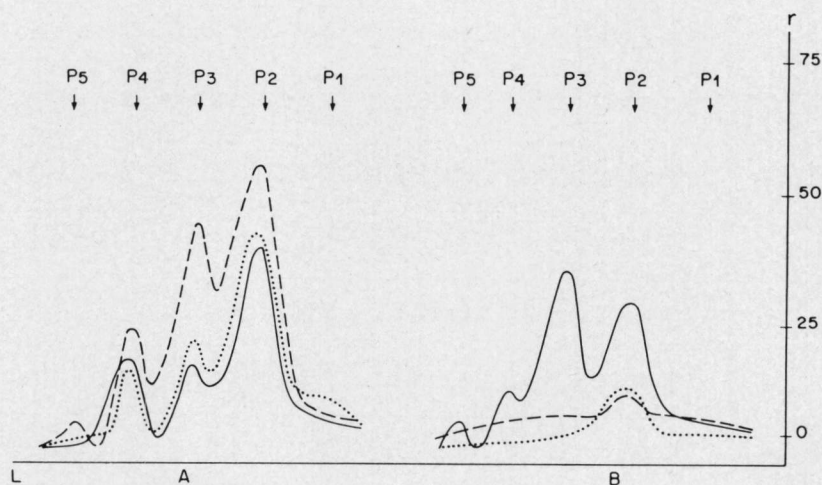


FIG. 4. — Enregistrement densitométrique des acides phénoliques sur couche mince.
Comparaison de deux hybrides simples et de leurs lignées parentales.

- A ————— Hybride simple 2×10
 - - - - - Lignée 2
 Lignée 10
- B ————— Hybride simple 8×7
 - - - - - Lignée 8
 Lignée 7

TABLEAU 3

Valeurs numériques correspondant à la réponse en transmission et en fluorimétrie des différentes qualités de pigments

434

M. T. CHESNEAUX

	Anthocyanes						Flavones						Acides phénoliques					
	A ₁	A ₂	A ₃	A ₄	A ₅	surface cm ²	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅	surface cm ²	P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅	surface cm ²
1	9	15	22	23	15	23	8	0	0	17	37	27	0	18	10	4	0	15
2	13	27	55	60	28	54	0	32	11	0	0	17	0	54	43	23	5	42
3	21	34	75	84	45	82	10	22	0	24	15	24	0	69	52	24	10	53
4	18	30	66	67	33	68	0	29	5	20	16	21	10	60	31	13	5	39
5	38	49	78	90	87	123	9	24	13	16	8	24	0	49	58	20	16	51
6	27	40	87	94	47	104	15	40	21	20	6	37	0	64	39	13	0	40
7	16	25	49	43	15	43	14	38	25	23	14	44	0	10	0	0	0	4
8	28	25	54	46	16	48	7	21	8	17	12	26	0	12	0	0	0	3
9	0	14	34	27	13	27	14	14	15	17	6	28	12	46	16	13	0	25
10	11	13	21	20	11	20	8	12	16	8	15	20	0	42	21	15	5	26
11	10	20	30	33	25	39	10	10	0	0	16	15	10	46	23	6	6	25
12 (*)	9	18	48	38	15	37	12	6	13	6	0	15	0	8	8	4	0	4
13	12	17	32	35	22	35	6	10	7	0	0	9	6	26	20	7	6	18
14 (*)	40	50	70	75	56	100	11	23	11	18	17	32	9	41	22	14	9	33
15	36	48	80	86	77	114	16	30	17	0	16	40	6	25	24	12	7	24
2 × 10	10	18	40	33	15	35	10	17	10	4	8	12	0	39	16	15	0	23
3 × 4	24	38	85	96	50	101	8	11	33	27	10	20	17	60	53	20	4	60
3 × 9	16	26	63	50	19	56	13	34	18	23	23	42	15	100	46	33	11	65
3 × 11	20	35	77	61	20	69	14	38	24	25	26	70	24	100	49	40	15	81
5 × 7	24	26	50	66	50	68	10	27	19	17	9	29	6	27	26	13	6	23
8 × 7	45	35	69	59	68	96	12	35	17	20	11	34	5	28	35	11	5	26
15 × 7	23	22	46	44	44	62	10	29	18	13	7	29	5	17	20	8	4	16
11 × 14 (*)	8	20	52	36	12	37	8	13	7	8	11	18	7	10	38	15	14	31
(3 × 4) 11	20	40	89	60	28	84	17	42	25	25	31	62	23	100	42	31	10	72
(8 × 7) 5	17	35	79	70	26	75	8	30	17	20	11	31	10	52	27	24	8	39
(8 × 7) 6	25	40	83	74	27	82	10	30	19	22	16	40	8	42	21	15	6	27
(8 × 7) 11	16	20	32	36	22	44	9	19	11	10	9	20	12	56	21	11	4	29
(8 × 7) 13	10	13	25	28	14	29	10	18	11	10	8	21	8	32	17	16	9	25
(8 × 7) 14 (*)	20	13	31	40	58	54	5	14	6	5	5	11	6	14	16	4	7	15
(11 × 14) (8 × 7)	24	38	93	74	27	86	11	29	17	17	17	40	7	33	13	11	4	20

(*) Valeurs observées après dilution au 1/5.

tales et de l'hybride simple correspondant. On peut remarquer que l'état hybride de la combinaison 8×7 se manifeste seulement pour les anthocyanes et les acides phénoliques, la quantité de flavones étant sensiblement égale à celle de la lignée 7.

L'analyse quantitative par densitométrie des 3 groupes de pigments a été faite sur les 30 cultivars étudiés. Le tableau 3 présente les hauteurs des pics observés sur les 90 enregistrements réalisés. Les valeurs indiquées correspondent à la réponse relative, aussi bien en transmission qu'en fluorimétrie de chacune des taches : 0 étant l'absence de tache, 100 l'intensité maximum compte tenu du choix des paramètres de mesures. Sur ce tableau figure aussi la surface totale (réponse absolue) cumulée pour chaque groupe de pigments. L'examen de ce tableau permet de constater que :

- a) dans cette série de cultivars, les surfaces des pics des anthocyanes a_3 , a_4 et a_5 sont plus importantes que a_1 et a_2 . La surface du pic a_3 peut être plus élevée que celle du pic a_4 ou inversement; par contre, chez les hybrides, c'est le pic de l'anthocyane a_3 qui est le plus important, sauf pour les combinaisons (3×4) et (8×7) 14 où c'est le pic a_4 qui domine.
- b) l'effet hybride se manifeste également pour les flavones et les acides phénoliques puisqu'on constate une réponse générale en fluorimétrie pour toutes les combinaisons hybrides (excepté 2 acides phénoliques pour 2×10) alors que pour les lignées, il y a toujours absence d'une ou plusieurs taches (excepté pour la lignée 14). Ce résultat confirme donc les conclusions tirées lors de l'étude spectrophotométrique à 320 et 420 Nm, et cela malgré les réserves faites compte tenu des enregistrements sur mélange. On peut donc penser que certains de ces pigments existent à l'état de traces dans les lignées, et qu'ils n'ont pas été détectés dans les conditions choisies pour les dosages.

3. — Application pratique

L'utilisation de la chromatographie peut apporter une aide précieuse, aussi bien pour la description des cultivars que pour leur contrôle. Cette technique a été tout récemment employée au G.E.V.E.S. pour tenter de différencier 3 lignées. Les observations sur pied laissaient penser qu'elles n'étaient qu'une seule et même lignée. L'analyse quantitative globale des anthocyanes de ces lignées a révélé que l'une d'elles se distinguait des 2 autres. L'existence de cette différence a été confirmée par l'étude des pigments sur couche mince. Il a été par contre impossible de distinguer les deux autres lignées qui ont été en conséquence considérées comme non différenciables.

Conclusion

Le nombre des variétés de Maïs hybride commercialisées augmente d'année en année. Il n'existe pratiquement pas actuellement de tests de laboratoire permettant de les caractériser objectivement en vue de leur identification. La technique présentée ici semble donc pouvoir être utile en ce domaine. Il faut cependant émettre quelques réserves quant à la reproductibilité des résultats d'observations faites sur plantules issues de graines de provenances différentes. En effet, les répétitions effectuées sur un même échantillon donnent des résultats très voisins

en analyse quantitative (spectrophotométrie), et identiques sur le plan qualitatif (comparaison des nombres de taches séparées par chromatographie). Par contre, lorsque des lots de semences provenant d'origine ou d'année différentes sont comparés, on peut parfois observer des différences sensibles quantitatives et même qualitatives. Les plantules qui ont, pour une raison quelconque, une croissance « anormale », trop lente ou trop rapide, ont un métabolisme différent et présentent des variations « anormales » de quantité d'anthocyane. Leur équipement en polyphénols peut alors ne plus ressembler du tout à celui des plantes « normales ». La complexité de la transmission héréditaire de chacun des trois pigments en présence ne permet pas toujours de retrouver les lignées parentales dans un hybride donné, tout du moins pour la série étudiée. Pour qu'une telle étude puisse être entreprise, il faudrait connaître la structure des différents types de pigments, par exemple des 5 anthocyanes. Cette recherche qui déborde le cadre du présent travail mériterait, cependant, d'être entreprise compte tenu des retombées fondamentales et appliquées que l'on peut en attendre.

Reçu pour publication en avril 1979.

Remerciements

L'auteur adresse ses remerciements à Monsieur Monties du laboratoire de Chimie biologique et de Photophysologie (INRA-Grignon) pour les conseils et les encouragements qu'il n'a pas cessé de lui prodiguer tout au long de ce travail et de sa rédaction.

Summary

Contribution to maize cultivars differentiation in early stage by polyphenolic compounds

Amongst the numerous polyphenols contained by seedlings of Maize (first leaf gain), it is possible to detect three pigment groups: anthocyanins, flavones and phenolic acids valued by thin-layer chromatography. The pigment study allowed to show varietal differences by comparison of polyphenolic equipment of hybrids and their parental lines. In certain hybrid combinations, an heterosis effect appears in this early stage.

Références bibliographiques

- BHATIA S. C. and PANT R. C., 1977. Isolation and characterisation of anthocyanin pigment from phosphorus-deficient maize plants. *Curr. Sci.*, **46**, 20, 700-702.
- CRONE A. J., 1975. Identification of cultivars. *Proc. 1st South Afr. Maize Breed. Symp.* DU PLESSIS J. G. (Ed.) S. Afr. Dept agric. tech. Serv. Tech. Commun. n° 132, 47 p.
- HARBORNE J. B., 1967. Comparative Biochemistry of the flavonoids. Academic Press, London & N.Y., 383 p.
- MC KEE, G. W., 1973. Chemical and biochemical techniques for varietal identification, *Seed Sci. Technol.*, **1**, 181-189.
- MONTIES B., 1973. Dosage des acides phénoliques par réflectométrie sur couche mince. *Bull. liais. Groupe polyphénols*, **4**, 11 p.

- MONTIES B., CHESNEAUX M. T. et HUTIN C., 1976. Caractérisation des cultivars à l'aide de différences quantitatives de teneurs en composés phénoliques. Application au Maïs et à l'Œillet. *Ann. Amélior. Plantes*, **26** (4), 495-516.
- SHU MEI CHEN and COE E. H., 1977. Control of anthocyanin synthesis by the C locus in maize. *Biochem. Genet.*, **15**, 3/4, 333-346.
- STYLES E. D. and CESKA O., 1977. The genetic control of flavonoid synthesis in maize. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **19**, 2, 289-302.
- WONG E., 1976. Biosynthesis of flavonoids. In *Chemistry and biochemistry of plants pigments*. GOODWIN T. W. (Ed.) Academic Press London & N. Y., 464-526.
-

Recherche de géniteurs de résistance à l'Oïdium et aux Virus de la Mosaïque du Concombre et de la Mosaïque de la Pastèque chez *Cucurbita* sp.

M. PITRAT et R. DUMAS DE VAULX

avec la collaboration technique de Monique RICARD

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches d'Avignon, I.N.R.A.,
Domaine Saint-Maurice, 84140 Montfavet

Résumé

Nous avons recherché dans le genre *Cucurbita* des géniteurs possibles de résistance à l'Oïdium, au Virus de la Mosaïque du Concombre (CMV) et au Virus 2 de la Mosaïque de la Pastèque (WMV₂). Les variétés étudiées des espèces cultivées *C. pepo*, *C. maxima* et *C. moschata* ainsi que *C. andreana* et *C. sororia* ne présentent pas de bon niveau de résistance à ces trois maladies. Les espèces sauvages *C. lundelliana*, *C. martinezii* et *C. okeechobeensis* sont résistantes à l'Oïdium et au CMV et *C. ecuadorensis* est résistante à l'Oïdium, au CMV et WMV. Les résistances à l'Oïdium sont des résistances partielles car il peut y avoir dans les conditions naturelles des petites fructifications à la surface inférieure des vieilles feuilles. Les résistances aux virus sont des résistances absolues car les plantes ne sont pas infectées systématiquement après contamination naturelle ou artificielle.

Introduction

En France, les maladies les plus graves des espèces cultivées de *Cucurbita* sont causées par l'Oïdium, le Virus de la Mosaïque du Concombre (Cucumber Mosaic Virus = CMV) et le Virus 2 de la Mosaïque de la Pastèque (Watermelon Mosaic Virus = WMV₂). Elles sont particulièrement dommageables sur *C. pepo* L. (Courgette), espèce qui a la plus grande importance économique. *C. moschata* Duch. (Courges) et *C. maxima* Duch. (Potirons) moins cultivées, sont moins sensibles.

Actuellement, pour lutter contre l'Oïdium on peut utiliser des fongicides spécifiques dont certains sont très efficaces. En revanche contre les virus les méthodes de lutte sont uniquement indirectes : en protégeant la plante contre les aphides vecteurs.

L'obtention de variétés génétiquement résistantes à ces 3 parasites serait

un progrès par la suppression de traitements fongicides et elle constitue la seule méthode de lutte vraiment efficace contre les virus. Nous avons donc recherché des géniteurs de résistance parmi les espèces cultivées et sauvages de *Cucurbita* de notre collection.

Étude bibliographique

I. — *Oïdium*

Le problème de l'Oïdium est assez complexe car plusieurs champignons sont capables de provoquer cette maladie sur les Cucurbitacées. Dans sa revue bibliographique, BALLANTYNE (1974) en indique 4 espèces : *Erysiphe cichoracearum*, *E. polygoni*, *Sphaerotheca fuliginea* et *Leveillula taurica*. A l'exception de cette dernière espèce, les 3 autres champignons sont difficiles à distinguer entre eux. En effet, les caractères distinctifs se trouvent au niveau des périthèces qui se produisent très rarement dans les conditions naturelles. De plus 3 races physiologiques ont été décrites (THOMAS, 1978) d'après leur réaction sur des variétés de Melon mais sans avoir déterminé l'espèce de champignon responsable. On ne peut donc affirmer si les réactions observées sont dues à différentes races physiologiques d'un même champignon ou à des champignons différents. Cette imprécision dans l'identification des champignons n'a pas non plus permis de mettre en évidence une spécificité parasitaire entre les souches attaquant les différentes espèces de Cucurbitacées cultivées : Concombre, Melon et Courge.

Dans l'étude du comportement face à ce parasite nous n'avons donc pas abordé le problème de l'identification du ou des parasites responsables des symptômes d'Oïdium; nous nous sommes limités à noter la présence ou l'absence d'Oïdium sur les espèces observées dans nos conditions de culture.

SOWELL et CORLEY (1973) ont testé 292 introductions de *C. pepo* avec *S. fuliginea* race 2. Toutes ont été sensibles. Parmi 102 lots de *C. moschata*, 2 seulement ont été résistants. Plusieurs lots de *C. maxima* possédaient une certaine résistance et 8, en particulier, avaient un haut niveau de résistance. RHODES (1964) a signalé qu'une variété de *C. moschata* originaire de Porto Rico possédait une certaine résistance à *E. cichoracearum*.

C. lundelliana Bailey a été la première espèce sauvage dont on ait observé la résistance à l'Oïdium (WHITAKER, 1956). Cette résistance à *E. cichoracearum* est gouvernée par un gène dominant d'après l'analyse d'un croisement (*C. moschata* × *C. lundelliana*) (RHODES, 1964). MUNGER (1976) a mis en évidence une résistance chez *C. martinezii* Bailey. L'interprétation d'un croisement complexe faisant intervenir *C. martinezii*, *C. moschata* et *C. pepo* a permis de montrer que la résistance est gouvernée par un gène partiellement dominant et plusieurs modificateurs (CONTIN et MUNGER, 1977).

2. — *Virus de la Mosaïque du Concombre*

Ce virus est transmis par différents aphides sur le mode non persistant : *Aphis gossypii*, *A. craccivora*, *A. fabae*, *Myzus persicae*. Il infecte régulièrement les cultures maraîchères (Piment, Tomate, Céleri,...) et peut être un facteur limitant de la culture des Cucurbitacées dans le Sud-Est de la France. De nombreuses

souches ont été décrites. En particulier MARROU *et al.* (1975) distinguent les groupes B et C suivant les symptômes sur *Nicotiana tabacum* « Xanthi ». D'autre part, certaines souches sont capables d'infecter systématiquement la lignée de Melon « PI 161375 » et appartiennent donc au pathotype « Song » (LÉROUX *et al.*, 1979).

MARTIN (1960) a étudié la moindre sensibilité de 2 lots de *C. pepo* gouvernée par 2 gènes récessifs. Mais lors d'une infection massive cette moindre sensibilité n'a pas paru suffisante. En revanche la variété « Batangas Native » de *C. moschata* possède un niveau de résistance supérieur gouverné par un ou plusieurs gènes dominants. Toujours chez *C. moschata*, SHIFRIS et COHEN (1974) ont mis en évidence une résistance au CMV dans la variété « Puerto Rico ». Cette résistance, d'après l'étude d'un croisement avec une variété sensible de *C. pepo*, serait sous la dépendance de 2 gènes dont l'expression est fortement influencée par le milieu (intensité lumineuse, température, ...).

Parmi les espèces sauvages qu'ont testées PROVVIDENTI *et al.*, (1978) la résistance semble être la règle générale puisque 11 espèces sur 14 étudiées se sont révélées être résistantes : *C. cordata* Watson, *C. cylindrata* Bailey, *C. digitata* Gray, *C. ecuadorensis* Cutler et Whitaker, *C. foetidissima* HBK, *C. gracilior* Bailey, *C. lundelliana*, *C. martinezii*, *C. okechobeensis* Bailey, *C. palmata* Watson et *C. palmeri* Bailey.

3. — Virus de la Mosaïque de la Pastèque

Ce virus est transmis de la même manière et par les mêmes vecteurs que le CMV. Deux souches ont été décrites, à moins qu'il ne s'agisse de 2 virus différents : le WMV1 est inféodé aux Cucurbitacées alors que le WMV2 peut infecter des plantes appartenant à d'autres familles (Légumineuses, Malvacées, ...). Seul le WMV2 a été décrit en France (LUIS ARTEAGA *et al.*, 1976). Il semble être moins grave que le CMV d'autant plus que les épidémies sont plus tardives et atteignent donc des plantes plus âgées. Mais le complexe CMV et WMV2 provoque des symptômes plus graves que chacun des 2 virus isolément.

DEMSKI et SOWELL (1970) ont testé une importante collection de *C. pepo*. Aucun lot ne s'est montré résistant. De même, MOSKOVETS (1972) n'a pas trouvé de résistance chez *C. pepo*.

Parmi les 14 espèces sauvages que PROVVIDENTI *et al.* (1978) ont observées, 2 seulement (*C. foetidissima* et *C. ecuadorensis*) se sont avérées résistantes et une (*C. gracilior*) présente une moindre sensibilité.

On n'a donc jamais mis en évidence de bons niveaux de résistance aux 3 maladies qui nous intéressent dans *C. pepo*. Les résultats sont plus encourageants chez *C. moschata* et surtout chez les espèces sauvages. Celles qui paraissent les plus intéressantes sont *C. lundelliana* et *C. martinezii* résistantes à l'Oïdium et au CMV et *C. ecuadorensis* et *C. foetidissima* résistantes au CMV et au WMV.

Matériel et méthodes

Nous avons réuni et observé des collections de variétés et d'espèces de *Cucurbita* en plein champ en 1977 et 1978. Les symptômes d'Oïdium et de viroses et leur intensité ont été notés régulièrement. Des observations en microscopie électronique (dip méthode) et des indexages sur une gamme d'hôtes comprenant *Vi-*

gna unguiculata « Black », *Cucumis melo* « Charentais T » et *C. pepo* « Diamant » ont été faits à partir des plantes malades pour déterminer les virus (CMV ou WMV₂) qui pouvaient les infecter.

Les inoculations artificielles ont été réalisées suivant la méthode couramment utilisée au laboratoire (RISSE *et al.*, 1977).

Nous avons observé les espèces sauvages suivantes : *C. lundelliana* 1 et *C. martinezii* 1 fournies par H.M. MUNGER (Cornell University, New-York) et *C. andreana*, *C. ecuadorensis*, *C. lundelliana* 2, *C. martinezii* 2, *C. okeechobeensis* et *C. sororia* fournies par T.W. WHITAKER (La Jolla, Californie).

Résultats

Les lots observés ont été homogènes dans leur comportement vis-à-vis des 3 maladies étudiées. De plus, les 2 origines de *C. lundelliana* et *C. martinezii* ont présenté des réactions identiques.

1. — *Oidium*

Les différentes variétés de *C. pepo* et *C. maxima* que nous avons observées au champ sont toutes sensibles à l'*Oidium*. *C. moschata* est en général moins sensible (tabl. 1).

Parmi les espèces sauvages testées, *C. andreana* et *C. sororia* sont sensibles alors que *C. ecuadorensis*, *C. lundelliana*, *C. martinezii* et *C. okeechobeensis* ont montré un très bon niveau de résistance (tabl. 2). Il ne s'agit pas d'une résistance absolue dans la mesure où il peut y avoir sur la face inférieure de quelques vieilles feuilles de petites taches sporifères.

2. — *Virus de la Mosaïque du Concombre*

Toutes les variétés observées de *C. maxima*, *C. moschata* et *C. pepo* sont sensibles (tabl. 1).

Il apparaît que *C. ecuadorensis*, *C. lundelliana*, *C. martinezii* et *C. okeechobeensis* possèdent une résistance absolue au CMV (tabl. 2). Les indexages que nous avons réalisés à partir de ces plantes plusieurs fois au cours de l'été, ont montré qu'elles n'étaient pas infectées par ce virus. Nous avons testé la résistance de *C. ecuadorensis*, *C. lundelliana*, et *C. martinezii* en inoculation artificielle avec 20 souches différentes de CMV : 4 appartiennent au groupe B et 16 au groupe C parmi lesquelles 11 peuvent être regroupées dans le pathotype « Song ». Les plantes n'ont pas montré de symptômes et les rétroinoculations ont été négatives.

3. — *Virus 2 de la Mosaïque de la Pastèque*

Parmi les espèces cultivées et sauvages observées, seul *C. ecuadorensis* n'a pas présenté de symptômes de viroses. Les rétroinoculations négatives montrent que cette espèce possède une résistance au CMV et WMV₂. De même en inoculation artificielle avec 2 souches de WMV₂, *C. ecuadorensis* n'a pas été infecté. Tou-

TABLEAU I

Comportement au champ de quelques variétés de *Cucurbita* cultivées.Les indexages par rétroinoculation ont montré la présence de CMV et WMV₂ dans toutes les plantes

	CMV et WMV ₂	Oïdium
<i>C. pepo</i> :		
« Black beauty »	+++ (*)	+++
« Blanche libanaise »	++	+++
« Diamant »	+++	+++
« Tarmino »	++	+++
« Ronde de Nice »	+++	+++
« Patisson »	+++	++
« Citrouille de Tourraine »	++	++
<i>C. moschata</i> :		
« Courge musquée de Provence »	++	++
« Courge pleine de Naples »	+	++
<i>C. maxima</i> :		
« Potiron rouge vif d'Etampes »	++	++
« Potiron turban »	+++	+++
« Courge verte de Hubbard »	+++	+++
« Mramornaya »	++	++

(*) +++ : symptômes très forts,
 ++ : symptômes moyens,
 + : symptômes faibles,
 o : symptômes nuls.

TABLEAU 2

Comportement au champ de quelques espèces sauvages de *Cucurbita*. Les rétroinoculations sur *V. unguiculata* et *C. pepo* permettent de déterminer la présence de CMV et (ou) de WMV₂

	Viroses			Oïdium
	Intensité symptômes (*)	CMV	WMV ₂	
<i>C. andreana</i>	+++	S (**)	S	+++
<i>C. ecuadorensis</i>	o	R (***)	R	o
<i>C. lundelliana</i>	++	R	S	o
<i>C. martinezii</i>	+	R	S	o
<i>C. okeechobeensis</i>	+	R	S	o
<i>C. sororia</i>	+++	S	S	+++

(*) Voir tableau 1;

(**) Sensible;

(***) Résistant.

tes les autres espèces ont été infectées soit par le WMV₂ seul (*C. lundelliana*, *C. martinezii*, *C. okeechobeensis*) soit par le mélange CMV et WMV₂ (*C. andreana*, *C. sororia* et espèces cultivées). Dans ce dernier cas, il n'est pas possible de faire la part des 2 virus dans l'intensité des symptômes. Les symptômes provoqués par le WMV₂ sont moins graves sur *C. martinezii* et *C. okeechobeensis* que sur *C. lundelliana* indiquant peut-être que ces 2 espèces possèdent une moindre sensibilité.

Discussion et conclusion

Vis-à-vis des maladies étudiées, la recherche de géniteurs parmi les espèces voisines de *C. pepo* est nécessaire. Nous n'avons pas trouvé de bons niveaux de résistance dans les quelques variétés de *C. pepo* que nous avons observées. Ceci concorde avec les données bibliographiques.

Toutes les plantes des différentes origines de *C. lundelliana*, *C. martinezii* et *C. okeechobeensis* se sont montrées résistantes à l'Oïdium et au CMV. On peut d'ailleurs se demander s'il s'agit de 3 espèces différentes : *C. martinezii* et *C. okeechobeensis* sont tout à fait semblables et *C. lundelliana* se croise très facilement avec *C. martinezii*. D'autre part, *C. ecuadorensis* par sa résistance à l'Oïdium, au CMV et au WMV paraît être l'espèce la plus intéressante. Les résistances au CMV de *C. martinezii*, *C. lundelliana* et *C. okeechobeensis* et au CMV et au WMV de *C. ecuadorensis* s'expriment après inoculation mécanique sur jeunes plantules et dans les conditions naturelles où les aphides sont les vecteurs de ces virus.

L'Oïdium et le CMV sont des parasites qui présentent de grandes variations de pouvoir pathogène. Le fait que ces espèces de *Cucurbita* aient été résistantes dans nos conditions en plein champ et après inoculation mécanique avec 20 souches différentes de CMV et également aux U.S.A. (PROVVIDENTI *et al.*, 1978) permet de penser qu'il s'agit de résistances générales ou non spécifiques.

Nous avons entrepris un programme d'hybridation interspécifique entre *C. pepo* et *C. martinezii* et *C. ecuadorensis*. Des plantes hybrides F₁ ont été obtenues avec les deux espèces sauvages (DUMAS DE VAULX, PITRAT, 1979; et données non publiées). L'étude de l'hérédité des résistances fera l'objet d'un article à paraître prochainement.

Reçu pour publication en mars 1979.

Remerciements

Les auteurs désirent remercier le Dr H. M. MUNGER et le Dr T. W. WHITAKER pour leurs informations et leurs encouragements ainsi que pour le matériel végétal qu'ils leur ont procuré.

Summary

Powdery mildew, cucumber mosaic and watermelon mosaic virus resistance in the genus Cucurbita

We are looking for powdery mildew, Cucumber Mosaic Virus (CMV) and Watermelon Mosaic Virus (WMV₂) resistances in the genus *Cucurbita*. The observed varieties of the cultivated species of *C. maxima*, *C. moschata* and *C. pepo* and the wild species *C. andreana* and *C. sororia*

from our collection are susceptible to the three diseases, but with different intensity levels. The wild species *C. lundelliana*, *C. martinezii* and *C. okeechobeensis* are powdery mildew and CMV resistant and *C. ecuadorensis* is powdery mildew, CMV and WMV resistant. The powdery mildew resistances are only partial because we can observe in natural conditions small fructifications on the lower face of old leaves. The virus resistances are complete : no systemic infection after natural or artificial contamination.

Références bibliographiques

- BALLANTYNE B., 1974. Powdery mildew on Cucurbitaceae: identity, distribution, host range and sources of resistance. *Proc. Linn. Soc. New S. Wales*, **99** (2), 100-120.
- CONTIN M., MUNGER H. M., 1977. Inheritance of powdery mildew resistance in interspecific crosses with *Cucurbita martinezii*. *Hortscience*, **12** (4), 397 (Abstr.).
- DEMSKI J. W., SOWELL G., 1970. Susceptibility of *Cucurbita pepo* and *Citrullus lanatus* introductions to WMV2. *Plant Dis. Rep.*, **54** (10), 880-881.
- DUMAS DE VAULX R., PITRAT M., 1979. Interspecific cross between *Cucurbita pepo* and *C. martinezii*. *Cucurbit Genet. Coop.*, **2**, 35.
- LÉROUX J. P., QUIOT J. B., LÉCOQ H., PITRAT M., 1979. Mise en évidence et répartition dans le Sud-Est de la France d'un pathotype particulier du virus de la Mosaïque du Concombre. *Ann. Phytopathol.*, **11** (2) (sous presse).
- LUIS ARTEAGA M. P., QUIOT J. B., LÉROUX J. P., 1976. Mise en évidence d'une souche de Watermelon Mosaic Virus (WMV2) dans le Sud-Est de la France. *Ann. Phytopathol.*, **8** (3), 347-353.
- MARROU J., QUIOT J. B., MARCHOUX G., DUTAIL M., 1975. Caractérisation par la symptomatologie de quatorze souches du Virus de la Mosaïque du Concombre et de deux autres Cucumovirus : tentative de classification. *Meded. Fac. Landbouw. Rijks. Univ. Gent.*, **40**, 107-121.
- MARTIN M. W., 1960. Inheritance and nature of CMV resistance in squash. *Diss. Abstr.*, **20** (9), 3462.
- MOSKOVETS S. N., 1972. Effect of WMV on development of Cucurbitaceae. *Mikrobiol. Zhur.*, **34** (2), 240-244.
- MUNGER H. M., 1976. *Cucurbita martinezii* as a source of disease resistance. *Veg. Impr. Newsl.*, **18**, 4.
- PROVIDENTI R., ROBINSON R. W., MUNGER H. M., 1978. Resistance in feral species to six viruses infecting *Cucurbita*. *Plant Dis. Rep.*, **62** (4), 326-329.
- RHODES A. M., 1964. Inheritance of powdery mildew resistance in the genus *Cucurbita*. *Plant Dis. Rep.*, **48** (1), 54-55.
- RISSER G., PITRAT M., RODE J. C., 1977. Étude de la résistance du Melon (*Cucumis melo* L.) au Virus de la Mosaïque du Concombre. *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (5), 509-522.
- SHIFRIS C., COHEN S., 1974. An evaluation of F₂ populations from a cross between *Cucurbita pepo* L. and *C. moschata* Dutch. for resistance to Cucumber Mosaic Virus. *Euphytica*, **23**, 333-336.
- SOWELL G., CORLEY W. L., 1973. Resistance of *Cucurbita* plant introductions to powdery mildew. *Hortscience*, **8** (6), 492-493.
- THOMAS C. E., 1978. A new biological race of powdery mildew of Cantaloups. *Plant Dis. Rep.*, **62** (3), 223.
- WHITAKER T. W., 1956. The origin of the cultivated *Cucurbita*. *Amer. Nat.*, **90** (852), 171-176.

Détermination des pathotypes de *Fulvia fulva* (= *Cladosporium fulvum*) présents sur Tomate dans les serres françaises

H. LATERROT et M. CLERJEAU (*)
avec la collaboration technique de Hélène THOMAS

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères

(*) Station de Pathologie végétale
Centre de Recherches d'Avignon, I.N.R.A.,
Domaine Saint-Maurice, 84140 Montfavet

Résumé

Au cours des années 1975 à 1978, des isolats de *Fulvia fulva* (*Cladosporium fulvum*) ont été collectés dans les serres françaises. Les 65 isolats obtenus ont été inoculés à une gamme de variétés de Tomate possédant l'un des gènes de résistance Cf-1 à Cf-5.

Bien que les isolats proviennent de cultures de Tomate non résistantes à *F. fulva* et qu'en France la culture des variétés résistantes ait été jusqu'ici exceptionnelle, l'existence de pathotypes adaptés à chacun des gènes a été démontrée.

Tous les isolats pathogènes (63 sur 65) ont attaqué plus ou moins les variétés porteuses de Cf-1 ou Cf-3.

La race 4 a été isolée en Lorraine. La race 2-4 capable d'attaquer les tomates porteuses à la fois des gènes Cf-2 et Cf-4 a été isolée en Lorraine et dans deux localités de Provence.

La race 5 a été isolée en Bretagne et dans la moyenne Vallée de la Loire.

L'utilisation des gènes Cf-1 à Cf-5, même cumulés dans un même cultivar, ne paraît pas suffisante pour assurer une protection génétique de longue durée en France.

Une étude du même type est en cours avec les nouveaux géniteurs trouvés dans différents pays, en vue de choisir des « gènes forts » à cumuler dans les cultivars français.

Introduction

La sélection de variétés de Tomate résistantes à *Fulvia fulva* (COOKE) C1-FERRI (= *Cladosporium fulvum*) pour la culture sous serres, a fait l'objet de nombreux travaux, notamment au Canada et aux Pays-Bas. Il n'en a pas été de même

en France où les conditions de milieu étaient jusqu'à ces dernières années moins favorables au développement de la Cladosporiose. Cependant, on assiste maintenant à une extension de cette maladie sous les serres françaises. On peut même supposer que dans un proche futur la Cladosporiose constituera une maladie importante. Plusieurs raisons fondent cette prévision. Les producteurs ont tendance à réduire l'aération des serres pour éviter les pertes de calories en raison des hausses du coût du chauffage. La surveillance des taux de résidus de pesticides dans les fruits entraîne une diminution des traitements fongicides qui ira en s'affirmant dans les années à venir. La recherche d'une production plus précoce liée à l'utilisation de variétés mieux adaptées aux basses températures allongera le calendrier de production permettant ainsi une multiplication plus abondante de l'inoculum.

La création de variétés résistantes, à l'étranger, a consisté à introduire successivement 5 gènes dominants de résistance dans les cultivars. Ces gènes dénommés Cf-1, Cf-2, Cf-3, Cf-4, Cf-5, ont été tour à tour surmontés par des pathotypes adaptés (BAILEY et KERR, 1964; PATRICK, KERR, BAILEY, 1971; HUBBELING, 1971, 1978; LESKI, 1977; STAMOVA, 1977; VLASOVA et SIMON, 1978).

HUBBELING (1977, 1978) classe ces pathotypes en 5 groupes selon leur ordre chronologique d'apparition dans les serres néerlandaises.

Groupes	Pathotypes	Gènes surmontés
A	1, 2, 3, 1-2, 2-3, 1-3, 1-2-3	Cf-1, Cf-2, Cf-3
B	4	Cf-4
C	1-2-4, 2-3-4	Cf-1, Cf-2, Cf-3, Cf-4
D	5	Cf-5
E	2-3-4-5	Cf-2, Cf-3, Cf-4, Cf-5

Actuellement, certains hybrides, tels que « Sonatine » très cultivé aux Pays-Bas, présentent une résistance à l'ensemble des pathotypes (HUBBELING, 1978). Celle-ci est conférée par un nouveau gène dont l'identité n'est pas connue (BOUKEMA, 1978).

L'expérience hollandaise montre que l'utilisation des gènes Cf-1 à Cf-5 n'a pas apporté de protection durable. En France, où la culture de variétés possédant des gènes de résistance a été jusqu'ici exceptionnelle, on peut penser qu'il en serait de même. Avant que des tentatives d'introduction de ces gènes n'aient lieu, il était utile de rechercher si parmi les populations sauvages françaises de *F. fulva*, il n'existait pas déjà des pathotypes adaptés à certains de ces gènes, ce qui limiterait d'emblée leur utilisation. Une telle étude a été conduite entre 1975 et 1978 à partir de 65 populations issues de diverses régions de production françaises. Les résultats rapportés ici permettent déjà d'apprécier le niveau d'évolution de la virulence des souches françaises et d'en tirer des conclusions pour la sélection.

Matériel et méthodes

Le principe de l'étude a consisté à inoculer des suspensions de spores, obtenues à partir de cultures d'isolats d'origine diverse, à une gamme de variétés différentielles. En cas d'attaques, même légères, des hôtes porteurs des gènes conférant le plus haut niveau de résistance (Cf-2, Cf-4, Cf-5), des isollements ont été pratiqués au niveau des taches sporifères afin de réaliser une seconde inoculation sur une gamme d'hôtes plus complète comprenant des variétés possédant diverses combinaisons de ces gènes de résistance.

1. — Origine des isolats

Tous les isolats étudiés ont été prélevés sur des folioles de cultivars sans gènes de résistance, les folioles nous ont été adressées sous emballage de papier journal après leur collecte grâce à la collaboration de techniciens et de chercheurs répartis dans les diverses régions de production françaises (1). Trois des isolats étudiés nous ont été adressés sous la forme de cultures pures (2).

2. — Isolement de *F. fulva* et entretien des cultures

L'isolement est réalisé en étalant des spores issues de taches typiques de *Cladosporiose* sur un milieu synthétique (milieu S de MESSIAEN et LAFON, 1970).

Le prélèvement consiste à effleurer les taches sporifères avec une goutte d'eau stérile maintenue par capillarité à l'extrémité en anneau d'un fil de platine. La goutte contenant les spores en suspension est ensuite étalée à la surface du milieu S réparti en tubes. Une douzaine de tubes est habituellementensemencée à partir d'un échantillon. Cette méthode permet généralement d'obtenir quelques cultures pures dès l'isolement. En cas de contaminations bactériennes, une purification sur milieu S additionné de streptomycine est nécessaire.

Fréquemment, les isollements révèlent la présence de *Cladosporium sphaerospermum*, champignon dont nous avons vérifié l'absence de pouvoir pathogène et dont la croissance rapide masque *F. fulva*. Pour éviter cet inconvénient, une autre technique est parfois utilisée : elle consiste à diluer fortement dans de l'eau stérile les spores prélevées sur les folioles et à étaler quelques gouttes de dilution en boîtes de Petri, sur milieu S.

Les cultures pures obtenues, constituées d'un mélange de souches représentatif de « populations sauvages », sont inoculées dès que possible sur la gamme d'hôtes pour éviter les éventuelles modifications de structure de ces populations.

Les repiquages sont réalisés mensuellement sur milieu S.

Nous tenons à remercier :

(1) Bretagne : MM. GAC, BERRIC.

Pays de la Loire : MM. FAUVEL, BAUDRAN, GRILL.

Centre : M. JAVOY.

Lorraine : MM. HARRANGER, FERRANDO, GLEMAS.

Provence, Côte d'Azur : MM. GINOUX, HEDDE, SOLARI, JACQUOT, RIEUF, NOURRISSEAU.

Languedoc Roussillon : MM. THICOPE, DAVET.

(2) M^{me} PERESSE (isolat provenant de Brest).

M. GUENARD (isolats provenant d'Orléans et de Saumur)

3. — Gamme de variétés différentielles et élevage des plantes

Les variétés permettant de distinguer les pathotypes de *F. fulva* utilisées sont les suivantes :

Gènes de résistance	Variétés	Numérotation du lot à l'I.V.T.
Cf-1	« Stirling Castle »	732042
Cf-2	« Vetomold »	752028
Cf-3	« V 121 »	752032
Cf-4	« Purdue 135 »	752029
Cf-5	« PI 187.002-1 »	742847
Cf-2, Cf-4	« Vagabond »	752026
Cf-2, Cf-5	F ₁ « Vetomold » × « PI 187.002-1 »	
Cf-2, Cf-4, Cf-5	F ₁ « Vagabond » × « PI 187.002-1 »	
(+) absence = sensibilité	« Monalbo »	

Les lignées porteuses des gènes Cf-1 à Cf-5 et la lignée « Vagabond » ont été fournies par BOUKEMA ⁽¹⁾. Nous les avons multipliées en autofécondation contrôlée et nous avons fabriqué les deux hybrides F₁.

Le semis des variétés différentielles est fait en serre, en terrines de terreau tourbeux désinfecté à la vapeur, à raison de 5 poquets de 2 graines répartis sur une ligne par variété. Dans une terrine de 36 × 25 cm, on peut placer 6 variétés. Après la levée, les plantules sont éclaircies, en laissant une seule plante par poquet. L'inoculation est réalisée lorsque les plantes ont 3 feuilles développées, soit 24 à 26 jours après le semis.

4. — Méthode d'inoculation

La méthode retenue s'inspire de celle de KOOISTRA (1964) et a été mise au point progressivement au cours d'essais préalables réalisés avec la gamme d'hôtes et des souches de référence de *F. fulva* fournies par BOUKEMA, HUBBELING et STAMOVA ⁽¹⁾.

a) Production de l'inoculum

Pour obtenir une production abondante de conidies, *F. fulva* est cultivé en tubes, sur un milieu à base de farine d'Avoine (milieu A de MESSIAEN et LAFON, 1970). DJIEKPOR (1977) a montré que ce milieu est propice à une bonne sporulation de la plupart des isolats alors que d'autres, comme le milieu L (MESSIAEN et LAFON, 1970) proche du milieu V8, par exemple, ne permettent une fructification abondante que de certains isolats seulement.

⁽¹⁾ BOUKEMA, I.V.T. Wageningen, Pays-Bas.
HUBBELING, I.P.O. Wageningen, Pays-Bas.
STAMOVA, Institut « Maritsa » Plovdiv, Bulgarie.

Après 3 semaines de culture les spores sont mises en suspension dans de l'eau distillée par grattage de la surface des colonies à l'aide d'un fil ensementeur. Les suspensions sont filtrées sur une étamine de nylon afin d'éliminer les fragments mycéliens, puis diluées de façon à obtenir une concentration de 10^5 spores/ml. Trois tubes de culture permettent généralement d'obtenir 90 à 100 ml de suspension de spores à cette concentration.

b) *Inoculation*

L'inoculum est pulvérisé très finement et abondamment sur les jeunes plantes, à l'aide d'un pulvérisateur ⁽¹⁾, en veillant à mouiller particulièrement la surface inférieure des feuilles.

On peut estimer que 1 ml d'inoculum est utilisé pour contaminer une plante et qu'en réalité celle-ci reçoit effectivement moins de la moitié de cette quantité.

Les terrines sont ensuite placées en chambre climatisée sur un lit de tourbe humide et sous un film de polyéthylène transparent tendu sous des tubes fluorescents General Electric Chroma 50, allumés 12 h par jour. Les plantes venant d'être contaminées sont placées dans la chambre en début de la période obscure. La température est réglée à 24 °C durant la période d'éclairement et à 16 °C durant la période obscure. L'intensité lumineuse est de 6 000 lux au niveau des plantes. L'humidité relative est d'environ 80 p. 100 durant le jour et remonte en 4 à 6 h à 95 p. 100 après l'extinction de l'éclairage. Quatre jours après l'inoculation, le film plastique est enlevé. L'humidité relative baisse alors jusqu'à 70 p. 100 durant le jour mais remonte à 90 p. 100 durant la nuit. L'humidité est assurée par un arrosage bi-quotidien du sol et du bas des murs de la chambre et, lorsque le film plastique est enlevé, par 2 pulvérisations quotidiennes des plantes avec de l'eau.

La tige des plantes est coupée au-dessus de la 2^e feuille, une dizaine de jours après l'inoculation de façon à éviter que les plantes ne se couchent et pour faciliter les observations ultérieures.

Les premières fructifications apparaissent à la face inférieure des feuilles des plantes sensibles au bout de 12-15 jours mais les notations définitives sont effectuées après 18 à 22 jours d'incubation.

c) *Notations*

Le système retenu a été établi en fonction des résultats des essais préliminaires ainsi que des systèmes retenus par TERMOHLEN (1960), KERR et BAILEY (1966).

On observe 3 types de réponses macroscopiques :

- sporulation plus ou moins abondante, au niveau de taches typiques,
- taches chlorotiques limitées, plus ou moins nécrotiques,
- aucun symptôme.

Dans certains cas, il est difficile de conclure visuellement à la présence de spores au niveau des taches chlorotiques. L'observation doit donc être complétée par un examen microscopique : des rondelles de feuilles de 0,5 cm de diamètre

⁽¹⁾ General aerosol kit. United States Biochemical Corporation 21 000 miles Parkway, Cleveland, Ohio 44128, U.S.A.

sont prélevées à l'emporte-pièce au niveau des taches, plongées dans une solution de bleu-coton puis rincées à l'eau avant d'être placées entre lame et lamelle.

Les différents types de réponses qui font apparaître plusieurs niveaux dans la sensibilité et la résistance peuvent être symbolisés de la façon suivante :

SSS : sporulation très abondante	}	Sensibilité
SS : sporulation abondante		
S : sporulation modérée		
(S) : une ou quelques rares taches sporifères typiques	}	Réisolement à partir des taches sporifères
Rs : taches chlorotiques plus ou moins nécrotiques avec sporulation décelée au microscope		
Rr : taches chlorotiques plus ou moins nécrotiques avec mycelium décelé au microscope		
Ro : taches chlorotiques plus ou moins nécrotiques sans mycelium et sans sporulation observés au microscope	}	Résistance
R : taches chlorotiques plus ou moins nécrotiques à partir desquelles aucune observation microscopique n'a été réalisée.		
I : aucun symptôme.		

Résultats

L'ensemble des résultats regroupés dans le tableau 1 présente la réaction des différents pathodèmes aux isolats « sauvages » inoculés; il permet d'apprécier leur efficacité respective et ainsi de classer les pathotypes étudiés.

1. — Valeur des gènes étudiés

Deux groupes de gènes peuvent être distingués par le niveau de la résistance qu'ils confèrent : un groupe de gènes de résistance partielle (Cf-1 et Cf-3) et un groupe de gènes de résistance absolue ou quasi absolue (Cf-2, Cf-4 et Cf-5).

a) Gène Cf-1

Tous les isolats inoculés ont pu sporuler sur la variété porteuse du gène Cf-1, cependant, dans 19 cas sur 36, la sporulation a été moins abondante que chez la variété sensible. Compte tenu du fait que ce gène pourrait conférer une moindre sensibilité vis-à-vis des isolats qui lui sont adaptés (BOUKEMA et GARRETSSEN, 1975) il est difficile d'affirmer que ces 19 isolats n'appartiennent pas au pathotype 1. Puisque dans 17 cas, les attaques ont été aussi sévères que sur l'hôte sensible il semblerait que cette résistance résiduelle, dont l'intérêt agronomique n'est pas très important (BOUKEMA, communication personnelle, 1979), ne s'exprime pas dans toutes les conditions expérimentales.

En raison de la grande difficulté qu'il y a à apprécier l'efficacité de ce gène lors des essais de confrontation, nous avons été conduits, au cours de notre expérimentation, à l'éliminer de la gamme d'hôtes différentiels.

b) *Gène Cf-3*

Le comportement du gène Cf-3 a été sensiblement comparable à celui du gène Cf-1 : une sporulation a été observée avec les 36 isolats inoculés, mais avec 22 d'entre eux, elle a été moins importante que chez la variété sensible. Lorsqu'elle s'exprime, la résistance conférée par ce gène est de faible niveau. Il n'est pas impossible toutefois que son expression soit modifiée par les conditions d'inoculation et en particulier que des conditions trop sévères en limitent ou en annulent l'expression.

Dans nos conditions expérimentales, le pathodème Cf-3 s'avérant mal adapté au criblage des pathotypes, comme le pathodème Cf-1, nous l'avons écarté de la gamme d'hôtes différentiels.

c) *Gène Cf-2*

Ce gène confère une résistance de type absolu dont l'expression est comparable à celle d'une immunité. Parmi 65 isolats inoculés, 63 n'ont entraîné aucun symptôme sur les plantes porteuses de Cf-2. Deux isolats cependant (Eygalières et Carpentras 4) se sont montrés capables de sporuler sur la variété « Vetomold ».

d) *Gène Cf-4*

La résistance due à ce gène s'est exprimée avec 62 isolats parmi les 65 inoculés. Avec les moins agressifs, c'est-à-dire ceux qui sporulent peu sur « Monalbo » (isolats Guipavas, Nantes 3, Orléans 4, St-Rémy) la résistance a l'apparence d'une immunité, mais avec la majorité des isolats elle est de niveau moins élevé que celle conférée par Cf-2. Elle s'accompagne de petites taches chlorotiques à centre souvent nécrotique sur lesquelles l'examen microscopique révèle souvent la présence des spores (isolats Le Relecq 2, Orléans 5, Tomblaine 1, Marseille 2, Saint-Martin, Carpentras 1, Pernes 3, Bellegarde 1). Cependant, les spores issues de ces taches ne sont pas plus agressives sur le pathodème Cf-4 que celles provenant de l'isolat sauvage. Cela a pu être démontré avec des spores prélevées sur « Purdue 135 » produites par les isolats Orléans 5 et Pernes 3 (tabl. 2).

Les cultures virulentes sur le pathodème Cf-4 (isolats La Maxe et Carpentras 4) n'induisent aucune formation chlorotique et provoquent chez « Purdue 135 » une sporulation aussi abondante que chez le pathodème sensible « Monalbo » (tabl. 2).

e) *Gène Cf-5*

Le niveau de résistance conféré par ce gène est comparable ou supérieur à celui de Cf-4. La résistance s'exprime soit sous forme d'une apparente immunité, par l'absence de symptômes (20 isolats), soit sous forme de petites plages chlorotiques et nécrotiques (45 isolats) au niveau desquelles on observe parfois, au microscope, une légère production de spores (22 isolats). Ces spores ainsi que l'a montré une étude sur 4 isolats différents, ne sont pas plus agressives que celles de l'isolat de départ (tabl. 3).

La virulence vis-à-vis de Cf-5 observée avec 2 isolats (Plougastel et Orléans 5) se traduit par une sporulation sans induction de plages nécrotiques (tabl. 2).

TABLEAU I

Étude de 65 isolats de F. fulva collectés en France, par inoculation sur une série de variétés différentielles des pathotypes du Champignon (Pour les abréviations utilisées, voir le texte)

H. LATERROT, M. CIERJEAU

Origine des isolats du champignon				Réaction des variétés différentielles avec les gènes de résistance suivants :						Réisolements réalisés
Régions	Localités (département)	Variétés	Date collecte	+	Cf-1	Cf-2	Cf-3	Cf-4	Cf-5	
BRETAGNE	Brest (29)	« Quatuor » . .	11/76	SS	SS	I	S	R	I	x → Plougastel (Cf-5)
	Brest (29)	« Lucy » . . .	11/76	S	S	I	S	R	IR	
	Brest (29)	« Luca » . . .	11/76	S	S	I	S	R	I	
	Brest (29)	« Luca » . . .	12/76	SS	SS	I	SS	R	I	
	Guipavas (29)	« 63-5 » . . .	6/78	S	—	I	—	I	I	
	Le Relecq Kerhuon (29) . . .	« Luca » . . .	6/78	SS	—	I	—	Ro	I	
	Le Relecq Kerhuon (29) . . .	« Luca » . . .	12/78	S	—	I	—	Rs	Rs	
	Plougastel Dalouas (29) . . .	« Rustrel » . .	5/77	S	S	I	S	R	Rs (S) x	
PAYS DE LA LOIRE	Basse Goulaine (44)	?	6/76	SSS	S	I	S	R	I	x → Orléans 5 (Cf-4) et (Cf-5).
	La Chapelle-Basse-Mer (44) . .	?	6/76	SS	S	I	S	R	I	
	Nantes (44)	« 63-4 » . . .	5/76	SSS	SS	I	S	R	IR	
	Nantes (44)	« Luca » . . .	6/77	S	S	I	S	R	I	
	Nantes (44)	« Luca » . . .	5/78	S	—	I	—	I	I	
	St-Sébastien-sur-mer (44) . .	?	6/76	SS	S	I	S	R	I	
	Angers (49)	« Luca » . . .	5/78	S	—	I	—	Rr	IRs	
	Saumur (49)	« Quatuor » . .	10/77	SS	—	I	—	R	IR	
	Maché (85)	« Rustrel » . .	6/77	S	S	I	S	R	IR	
CENTRE	Orléans (45)	« Luca » . . .	11/76	S	S	I	S	R	I	x → Orléans 7 (Cf-5).
	Orléans (45)	« Rustrel » . .	6/77	SS	S	I	S	R	Rs	
	Orléans (45)	« Quatuor » . .	9/77	SS	S	I	S	R	IR	
	Orléans (45)	« Luca » . . .	6/78	S	—	I	—	I	I	
	Orléans (45)	« Rustrel » . .	6/78	S	—	I	—	Rs x	Rs (S) x	
	Orléans (45)	« Luca » . . .	6/78	SS	—	I	—	Rr	Rs x	
	Orléans (45)	« Quatuor » . .	6/78	SS	—	I	—	Rr	Rs x	
	Orléans (45)	« Luca » . . .	6/78	SS	—	I	—	Rr	Rs	
	Orléans (45)	« Lucy » . . .	9/78	SS	—	I	—	Rr	Rs	
	Orléans (45)	« Quatuor » . .	6/78	SS	—	I	—	R	Rs x	
	Orléans (45)	« Quatuor » . .	6/78	SS	—	I	—	R	Rs x	

RÉGION	LOCALITÉ	Variété	Année	Pathotype	S	RS	I	KS	R	IR	Notes
PROVENCE- CÔTE-D'AZUR	NANCY (54)	Roville-aux-Chênes (54)	7/77	SS	—	I	—	R	R		
		St-Max (54)	8/78	S	—	I	—	R	R		
		Tomblaine (54)	9/76	SS	S	I	S	Rs	IR		
		Tomblaine (54)	8/78	S	—	I	—	Ro	I		
		La Maxe (57)	10/76	SSS	SS	I	S	SS x	I		x → La Maxe 1 (Cf-4)
		La Maxe (57)	8/78	SS	—	I	—	SS x	I		x → La Maxe 2 (Cf-4)
	EYGALIÈRES (13)	Berre (13)	76	SSS	S	I	S	R	IR		
		Berre (13)	4/77	SS	SS	I	S	Rr	Rs		
		Berre (13)	4/78	S	—	I	—	Ro	Rs x		x → Berre 3 (Cf-5).
		Eygalières (13)	6/78	SS	—	I (S) x	—	Rr	Rs x		x → Eygalières (Cf-2) et (Cf-5).
		Eygalières (13)	6/78	I	—	I	—	I	I		Non pathogène.
		La Fare (13)	5/77	S	S	I	S	R	R		
		Lançon (13)	10/77	SSS	SS	I	S	R	IRs		
		Marseille (13)	5/78	I	—	I	—	I	I		Non pathogène.
		Marseille (13)	6/78	SS	—	I	—	Rs	Rs		
		St-Martin-de-Crau (13)	4/77	SS	S	I	S	Rs	Rs		
		St-Rémy (13)	5/78	S	—	I	—	I	I		
		Salon (13)	4/77	S	Rs	I	Rs	R	IRs		
		Hyères (83)	11/76	SSS	SSS	I	SS	R	I		
		Aubignan (84)	75	SSS	S	I	SS	R	R		
		Avignon (84)	7/78	SS	—	I	—	R	Rs x		x → Avignon (Cf-5).
		Carpentras (84)	5/77	SSS	SS	I	SS	Rs	Rs		
		Carpentras (84)	5/77	S	S	I	S	R	R		
		Carpentras (84)	5/77	S	S	I	S	R	R		
		Carpentras (84)	6/78	SS	—	S x	—	S x	IR		x → Carpentras 4 (Cf-2) et (Cf-4).
		Monteux (84)	75	SSS	S	I	SS	R	R		
		Monteux (84)	5/77	S	S	I	S	Rr	Rr		
LANGUEDOC- ROUSSILLON	PERNES (84)	Pernes (84)	5/77	SSS	SS	I	SS	R	R		
		Pernes (84)	10/77	SSS	S	I	SS	R	IR		
		Pernes (84)	10/77	SSS	SS	I	SS	Rs x	IRs x		x → Pernes 3 (Cf-4) et (Cf-5).
		Pernes (84)	5/78	SS	—	I	—	Ro	IRs		
		Sarrians (84)	10/78	SS	—	I	—	Rr	Rs x		x → Sarrians (Cf-5).
		Alès (30)	5/77	S	S	I	S	R	R		
	BELLEGARDE (30)	Bellegarde (30)	10/77	SSS	SSS	I	SSS	Rs	IRs x		x → Bellegarde 1 (Cf-5).
		Bellegarde (30)	5/78	SS	—	I	—	Ro	I		
		Montpellier (34)	5/77	S	S	I	S	R	IR		
		Montpellier (34)	6/78	S	—	I	—	R	IR		

TABLEAU 2

Détermination des pathotypes auxquels appartiennent les réisolats obtenus :

- 1) A partir de taches très sporulantes.
 2) A partir de taches chlorotiques plus ou moins nécrotiques, porteuses de quelques spores, remarquées lors du premier essai des isolats sauvages sur la gamme d'hôtes.

Origine des réisolements	Réaction des lignées différentielles possédant les gènes de résistance suivants :							Conclusions sur les gènes de virulence
	+	Cf-2	Cf-4	Cf-2-Cf-4	Cf-5	Cf-2-Cf-5	Cf-2-Cf-4-Cf-5	
1) A partir de taches très sporulantes :								
Carpentras 4 sur Cf-2	S	S	S	S	IRs	Rs	Rs	2-4
Carpentras 4 sur Cf-4	SSS	SSS	SSS	SSS	I	IR	IR	2-4
Eygalières sur Cf-2	S	S	S	S	I	Rs	Rs	2-4
La Maxe 1 sur Cf-4	SS	I	SS	—	I	—	—	4
La Maxe 1 sur Cf-4 (*)	SSS	SSS	SSS	SSS	I	I	I	2-4
La Maxe 2 sur Cf-4	SSS	I	SSS	I	I	I	I	4
Plougastel sur Cf-5	SSS	I	R	—	SSS	—	—	5
Orléans 5 sur Cf-5	SS	I	R	I	S	IR	I	5
2) A partir de taches chlorotiques ou nécrotiques porteuses de quelques spores :								
Orléans 5 sur Cf-4	SS	I	R	I	R	I	I	0
Pernes 3 sur Cf-4	SSS	I	Rs	—	IR	—	—	0
Orléans 7 sur Cf-5	SSS	I	R	I	I	I	I	0
Orléans 8 sur Cf-5	S	I	R	I	IRs	I	I	0
Orléans 11 sur Cf-5	SSS	I	I	I	IR	I	I	0
Pernes 3 sur Cf-5	SSS	I	Rs	—	IRs	—	—	0
Sarrians sur Cf-5	S	I	R	I	R	I	I	0
Avignon sur Cf-5	SS	I	R	I	R	I	I	0
Berre 3 sur Cf-5	S	I	R	I	IRs	I	I	0
Eygalières sur Cf-5	S	I	R	I	IRs	I	I	0
Bellegarde 1 sur Cf-5	SSS	I	Rs	—	Rs	—	—	0

(*) Culture obtenue à partir du réisolat précédent.

TABLEAU 3

Étude du pouvoir pathogène sur les pathodèmes + et Cf-5, de cultures monospores issues de taches plus ou moins nécrotiques de Cf-5 et issues de taches sporifères typiques du témoin sensible, dues à l'inoculation de 2 isolats sauvages (Berre 2 et Carpentras 1)

Origine des cultures monospores	Inoculation sur	Réaction des pathodèmes + et Cf-5, après inoculation de cultures monospores (numérotées de 1 à 12)											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Berre 2 (+)	+	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
Berre 2 (+)	Cf-5	IRs	I	IR	I	IR	IR	I	IR	I	I	IRs	IRs
Berre 2 (Cf-5)	+	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
Berre 2 (Cf-5)	Cf-5	I	IR	Rs	I	IR	IR	IR	I	IRs	IRs	IRs	R
Carpentras 1 (+)	+	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
Carpentras 1 (+)	Cf-5	Rs	R	IR	Rs	R	R	R	R	R	R	R	R
Carpentras 1 (Cf-5)	+	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
Carpentras 1 (Cf-5)	Cf-5	R	Rs	Rs	R	R	Rs	Rs	R	R	Rs	Rs	Rs

2. — *Classification des pathotypes*

En raison du faible niveau de résistance conféré par les gènes Cf-1 et Cf-3, il est difficile de distinguer les pathotypes 0 des pathotypes adaptés à ces 2 gènes. Par ailleurs, aucune souche de référence, de type 0 n'ayant pu nous être fournie par nos collègues étrangers, leur distinction est encore plus délicate. En fait, les caractères de virulence vis-à-vis des gènes Cf-2, Cf-4 et Cf-5 sont ceux qu'il importait avant tout de détecter et que nous nous sommes efforcés de mettre en évidence.

Parmi les 65 « isolats sauvages » étudiés, 59 se sont montrés incapables d'attaquer les 3 gènes majeurs Cf-2, Cf-4 ou Cf-5 mais 6 isolats ont révélé la présence de pathotypes de virulence évoluée.

— L'isolat La Maxe 1, à l'issue des 2 essais d'inoculation réalisés en 1976 et rapportés dans les tableaux 1 et 2 s'est avéré contenir le pathotype 4. Une culture de cet isolat, résultant de plusieurs repiquages, s'est montrée capable en 1978, d'attaquer les pathodèmes Cf-2, Cf-4 et Cf-2-Cf4. Il n'est pas possible de dire si une acquisition de virulence s'est produite *in vitro* ou si le pathotype 2-4 n'a pu être mis en évidence en 1976 dans l'isolat initial, parce que représenté par un nombre insuffisant de spores.

Dans la même serre d'origine, un nouvel isolat (La Maxe 2) prélevé en 1978 a été caractérisé comme possédant le pathotype 4 (tabl. 1 et 2).

— L'isolat Eygalières renferme le pathotype 2-4. Lors du premier essai d'inoculation, seules quelques taches sporifères typiques ont été observées sur le pathodème Cf-2 (tabl. 1). Les spores isolées à partir de ces taches ont donné des cultures aussi agressives sur les pathodèmes Cf-2, Cf-4, Cf-2-Cf4, que sur la variété sensible « Monalbo ». Ce résultat indique que le pathodème 2-4 était vraisemblablement associé en minorité dans l'isolat, à d'autres pathotypes non virulents sur Cf-2 ou Cf-4.

— L'isolat Carpentras 4 a sporulé dès le premier essai sur toutes les plantes porteuses des gènes Cf-2 et Cf-4, mais avec moins d'intensité que chez la variété sensible (tabl. 1). Les cultures issues de ces spores isolées sur « Vetomold » et « Purdue 135 » ont révélé, lors d'une inoculation aux pathodèmes Cf-2, Cf-4 et Cf-2-Cf4 qu'elles appartenaient au pathotype 2-4 (tabl. 2).

— L'isolat Plougastel et l'isolat Orléans 5 ont, tous les deux, entraîné lors du premier essai d'inoculation, un nombre limité de taches sporulantes sur le pathodème Cf-5 (tabl. 1). Les cultures obtenues à partir de ces taches et inoculées de nouveau à la gamme d'hôtes ont provoqué une attaque sur le pathodème Cf-5, aussi importante que sur « Monalbo » (tabl. 2). Ces deux isolats contenaient donc une souche de pathotype 5.

A partir de 12 cultures monospores issues de conidies produites par l'isolat Plougastel sur la variété sensible, aucune attaque n'a pu être obtenue sur le pathodème Cf-5. Ce résultat indique que le pathotype 5 n'était représenté dans l'isolat de départ que par une faible proportion de spores.

En résumé, l'étude entreprise sur un nombre relativement limité d'isolats a permis de mettre en évidence, au niveau de cultures de tomates sensibles à la Cladosporiose, le pathotype 4 en Lorraine (La Maxe), le pathotype 2-4 dans la même localité ainsi qu'en Provence (Carpentras, Eygalières) et le pathotype 5 en Bretagne (Plougastel) ainsi que dans la moyenne vallée de la Loire (Orléans). Lors des essais d'inoculation, ces pathotypes ont montré une agressivité comparable à celle des pathotypes moins évolués de types 0 ou 1-3.

Discussion - Conclusion

A partir d'un nombre relativement limité d'isolats, plusieurs pathotypes de virulence évoluée ont pu être caractérisés. Les conditions dans lesquelles ces pathotypes ont pu être mis en évidence permettent une discussion sur la valeur de la méthodologie retenue pour y parvenir.

Les résultats obtenus montrent que les isolats, provenant de taches sporifères sur folioles de tomates sensibles à la Cladosporiose, peuvent être constitués de mélanges de souches aux aptitudes pathogènes différentes. Les souches appartenant aux pathotypes les plus virulents sont représentées par des populations de spores numériquement réduites par rapport à celles qui ne disposent pas d'aptitudes pathogènes sur les variétés résistantes. Plusieurs facteurs peuvent donc limiter la mise en évidence des pathotypes virulents. En premier lieu, il faut citer le nombre de conidies pulvérisées sur les plantes de la gamme d'hôtes différentiels. En augmentant ce nombre la probabilité de révéler des souches virulentes, très minoritaires, sera accrue. En second lieu, il faut craindre l'effet de phénomènes de prémunition induits par les souches avirulentes qui pourraient réduire la sensibilité des plantes aux souches virulentes minoritaires. Les conséquences pratiques de cet ensemble de données sont nombreuses. Tout d'abord, il faut exclure l'usage comme « souches de référence » d'isolats obtenus directement à partir des plantes malades, même si on les a caractérisés par la réaction d'une gamme d'hôtes. Seuls des clones obtenus à partir de « monospores » provenant de ces isolats, peuvent être utilisés. En effet, les repiquages successifs peuvent aboutir à des variations de composition quantitative des populations au sein des isolats et, ainsi, faire apparaître des évolutions de virulence. C'est ce qui a été observé avec l'isolat La Maxe 1, d'abord caractérisé comme pathotype 4, puis 2 ans plus tard, comme pathotype 2-4. Sachant qu'une appartenance raciale ne peut pas être affectée à un isolat mais à ses constituants, la technique que nous avons utilisée et qui consiste à réaliser 2 séries d'inoculations successives, paraît intéressante. La première assure un tri des populations et la seconde, réalisée avec les spores produites sur une série de pathodèmes avec des gènes de résistance, confirme et précise l'identité des pathotypes. C'est ainsi que l'isolat Fygalières qui semblait ne posséder que le pathotype 4 lors de la première inoculation s'est avéré contenir le pathotype 2-4 lors de la seconde contamination. Enfin, la dose d'inoculum utilisée lors des essais d'inoculation peut avoir des effets contradictoires : en augmentant cette dose, on augmente la probabilité de faire apparaître des souches minoritaires mais le test devient plus sévère et la résistance conférée par certains gènes (notamment Cf-1 et Cf-3) vis-à-vis de souches non virulentes peut être mise en défaut. Cela semble avoir été le cas dans nos conditions expérimentales.

En raison de cet ensemble de difficultés, nous ne pouvons pas affirmer que l'ensemble des pathotypes existant dans les isolats étudiés a pu être mis en évidence. Cependant, l'existence en France de pathotypes appartenant aux 4 premiers groupes définis par HUBBELING a pu être démontrée. Si l'on excepte le pathotype du groupe E virulent sur le pathodème Cf-2-Cf-4-Cf-5, isolé récemment aux Pays-Bas (HUBBELING, 1978), il apparaît que le niveau d'évolution de la virulence des souches existant en France est comparable à celui des pays où l'on cultive des variétés résistantes depuis de nombreuses années. D'ailleurs, il n'est pas exclu de penser que le pathotype 2-4-5 aurait pu être identifié à partir d'une étude portant sur un nombre plus élevé d'isolats.

L'existence en France de souches virulentes peut s'expliquer soit par le fait qu'elles préexistent dans la nature sur les variétés sensibles soit par le fait d'introductions accidentelles à partir de pays contaminés. L'importation depuis les Pays-Bas de plants de tomates greffées sur KNVF (hybride résistant à de nombreux parasites telluriques) pourrait être à l'origine de ces introductions.

Indépendamment du problème de l'origine des pathotypes virulents, se pose celui de leur maintien parmi les pathotypes sauvages peu évolués. Le fait qu'ils aient été mis en évidence à partir d'un nombre restreint d'isolats (65) indique qu'ils sont probablement répandus de façon non négligeable dans les cultures françaises (pathotype 2-4 en Lorraine et en Provence, pathotype 5 en Bretagne et dans la moyenne vallée de la Loire). Dans la mesure où les cas de cultures d'hybrides résistants à la Cladosporiose étaient encore rares en France jusqu'au moment de l'étude et inexistant dans les serres d'où provenaient les isolats comportant des souches évoluées, il paraît exclu que ceux-ci aient joué un rôle dans la multiplication des souches évoluées. Il paraît logique de penser par conséquent, que les pathotypes évolués ne sont que partiellement contre-sélectionnés, par les variétés sensibles, face aux pathotypes « communs » ou « simples ». Si l'on devait classer les gènes de résistance à la Cladosporiose de la Tomate selon leur « force » (sensu VAN DER PLANK), nous pourrions sans remords affecter les gènes Cf-1 et Cf-3 dans la catégorie des gènes « faibles »; mais pourrions-nous pour autant, en raison de leurs différences, considérer les gènes Cf-2, Cf-4, Cf-5 comme des « gènes forts »? La mise en évidence, somme toute aisée, de pathotypes qui leurs sont adaptés à partir d'un échantillonnage réduit de souches, associée au fait que ces gènes ont eu une faillite rapide au Canada (gènes Cf-2 et Cf-4) et aux Pays-Bas (gènes Cf-2, Cf-4, Cf-5) nous permettent d'en douter.

Actuellement, une étude du même type est en cours pour connaître la réaction vis-à-vis d'une gamme étendue d'isolats de nouveaux géniteurs de résistance obtenus au Canada, aux Pays-Bas, en Bulgarie et au Japon. A l'issue de ce travail, nous devrions être en mesure de savoir si parmi les nouveaux gènes étudiés se trouvent des « gènes forts » ou, du moins, non surmontés par notre collection de pathotypes et les isolats que nous continuons à collecter. Nous pourrions alors envisager une stratégie de sélection consistant à cumuler plusieurs de ces gènes de façon à améliorer la stabilité de la résistance dans le temps, comme le suggère d'ailleurs BOUKEMA (1978). Si de tels gènes ne peuvent être mis en évidence, il sera difficile d'envisager des solutions génétiques viables à long terme. Une amélioration momentanée pourrait toutefois consister à cumuler plusieurs gènes nouveaux même s'il existe des races capables de les surmonter individuellement. Dans le même temps, il s'avérerait nécessaire de développer la recherche dans d'autres types de méthodes de lutte : climatisation des serres, fongicides nouveaux, prémunition. Il est vraisemblable que dans l'avenir, la solution à la Cladosporiose résultera de l'intégration de telles méthodes à la résistance variétale.

Reçu pour publication en mai 1979.

Summary

Determination of Fulvia fulva (= Cladosporium fulvum) pathotypes existing on tomato in French glasshouses

Tomato leaf mould due to *Fulvia fulva* (*Cladosporium fulvum*) has been spreading into French glasshouses for few years. Before introducing known resistance genes into cultivars it appeared important to determine the French *F. fulva* pathotypes. From 1975 to 1978, 65 isolates were collected from diseased tomatoes in various localities. They were inoculated to a host range of tomatoes possessing separately Cf-1 to Cf-5 genes. When some sporulation was observed on resistant lines, spores were picked up and cultures originating from these were again tested onto the same host range plus cultivars having various associated genes.

Although isolates were obtained from plants without resistance genes and that in France cultivation of resistant varieties was until now very exceptional, the presence of pathotypes adapted to each gene was demonstrated.

All pathogenic isolates (63/65) were able to infect more or less severely varieties carrying Cf-1 or Cf-3 genes.

Race 4 was isolated in Lorraine, race 2-4 in Lorraine and in two Provence localities, race 5 in Brittany and in Loire valley.

According to these results, it seems that the using of Cf-1 to Cf-5 genes, even associated in the same cultivar, would not lead to a satisfactory control of the disease during a long time in France. That is what happened in Holland. According to these results, it seems that Cf-2, Cf-4 and Cf-5 genes, as Cf-1 and Cf-3 ones, are not "strong" genes (*sensu* VAN DER PLANK).

A similar study is actually developped with new resistance sources obtained from various parts of the world. A good breeding strategy would be to cumulate into cultivars, several new genes as "strong" as possible.

Références bibliographiques

- BAILEY D. L., KERR E. A., 1964. *Cladosporium fulvum* race 10 and resistance to it in Tomato. *Can. J. Bot.*, **42**, 1555-1558.
- BOUKEMA I. W., GARRETSSEN F., 1975. Uniform resistance to *Cladosporium fulvum* COOKE in Tomato (*Lycopersicon esculentum* MILL.). 1. — Investigations on varieties and progenies of diallel crosses. 2. — Investigations on F₂'s and F₃'S from diallel crosses. *Euphytica*, **24**, 99-116.
- BOUKEMA I. W., 1978. Races of *Cladosporium fulvum* (*Fulvia fulva*) in the Netherlands and resistance genes in the genus *Lycopersicon*. Genotype and environment in glasshouse Tomato breeding. *Proc. Meeting Tomato working group*. EUCARPIA, Leningrad 16-20 may, 1978, 150-155.
- DJIEKPOR V. E. K., 1977. Contribution à l'étude de la détermination des races physiologiques de *Cladosporium fulvum* COOKE sur Tomate. *Mémoire Fin d'Études 3^e cycle*, E.N.S.H. Versailles, 52 p. (travaux réalisés à la Station de Pathologie végétale, I.N.R.A., Avignon).
- HUBBELING N., 1971. Determination trouble with new races of *Cladosporium fulvum* COOKE. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*, **36** (1), 300-305.
- HUBBELING N., 1977. Resistance to a new race of *Fulvia fulva* (*Cladosporium fulvum*) in Tomato. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*, **42** (2), 961-965.
- HUBBELING N., 1978. Breakdown of resistance of the Cf-5 gene in Tomato by another new race of *Fulvia fulva*. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*, **43** (2), 891-894.
- KERR E. A., BAILEY D. L., 1966. Breeding for resistance to *Cladosporium fulvum* CKE in Tomato. *Symp. Vegetable growing under glass*. The Hague, 31 may-4 june 1965. *Acta Hort.*, **4**, 145-149.
- KOOISTRA E., 1964. Recent experiences of breeding leaf mould resistant tomatoes. *Euphytica*, **13**, 103-109.
- LESKI B., 1977. Identification of *Cladosporium fulvum* COOKE races from group B and C on tomatoes in Poland. *Acta Agrobotanica*, **30** (2), 181-194 (Abstr. in *Rev. Plant Pathol.*, **58** (4), 161 (n° 1956)).

- MESSIAEN C. M., LAFON R., 1970. *Les maladies des plantes maraîchères* (voir p. 387). Inst. Nat. Rech. Agron. Paris, 2^e édit., 441 p.
- PATRICK Z. A., KERR E. A., BAILEY D. L., 1971. Two races of *Cladosporium fulvum* new to Ontario and further studies of Cf-1 resistance in tomato cultivars. *Can. J. Bot.*, **49**, 189-193.
- STAMOVA L., 1977. A new race of *Cladosporium fulvum* COOKE in Bulgaria. *Gradinarska i Lozarska Nauka*, **14** (6), 94-98.
- TERMOHLEN G. P., 1960. Physiology specialisation of *Cladosporium fulvum* and the breeding for resistance in Tomatoes. *Tijdschr. Plziekt*, **66** (6), 314-327.
- VAN DER PLANK J. E., 1968. *Disease resistance in plant*. Acad. Press, New York-London, 206 p.
- VLASOVA E. A., SIMON A. M., 1978. Efficiency of tomato resistance genes to *Cladosporium fulvum* COOKE in the USSR. Genotype and environment in glasshouse tomato breeding. *Proc. Meeting of the tomato working group*. EUCARPIA, Leningrad 16-20 may, 1978, 155-160.
-

Contribution à l'étude de l'hérédité de la résistance de l'Avoine cultivée C.V. « Nelson » au développement d'*Heterodera avenae* Woll.

L. SAUR (*) et R. RIVOAL (**)

avec la collaboration technique de J. Y. MORLAIS et Paulette PENARD

Station d'Amélioration des Plantes (*)
et Laboratoire de Zoologie (**),
Centre de Recherches de Rennes E.N.S.A., I.N.R.A.,
Domaine de La Motte, 35650 Le Rheu

Résumé

L'analyse génétique de la résistance de la variété d'Avoine « Nelson » au développement d'*Heterodera avenae* est réalisée sur les descendance F₁, F₂, F₃ et F₄ d'un croisement entre « Nelson » et une variété multiplicatrice (« Bonham » × « Ariane ») 761-8. Les plantes sont cultivées en sol artificiellement infesté par un nombre déterminé de kystes de la race Fr₄ du nématode. Le dénombrement des kystes formés sur le système racinaire est effectué après leur extraction par la technique de centrifugation-flottation. L'analyse des résultats montre que « Nelson » diffère de la lignée multiplicatrice par deux gènes dominants. Un des deux gènes aurait un effet majeur dans l'expression de la résistance.

Décelée sur Orge il y a 50 ans (NILSSON-EHLE, 1920), la résistance des céréales au développement d'*Heterodera avenae* n'est l'objet de travaux que depuis une trentaine d'années (ANDERSEN et ANDERSEN, 1970). Ils ont permis la caractérisation de nombreuses sources de résistance efficaces chez l'Orge, l'Avoine et le Blé. Pour l'Avoine, un certain nombre de géniteurs de résistance sont mis en évidence chez *Avena strigosa*, *A. sterilis* et *A. sativa* (Andersen, 1961) et sont utilisés dans des programmes de sélection. Ces travaux ont conduit entre autres à l'obtention en Suède de la variété « Nelson » dont la résistance provient d'une lignée d'*A. sativa* US 1624 (= CI 3444) (LUNDIN, comm. pers.).

Lors de l'identification des races d'*H. avenae* en France (RIVOAL, 1977), une méthode précise de jugement de plantes individuelles a été mise au point (RIVOAL et al., 1978). Nous l'avons utilisée pour approfondir l'étude de l'hérédité de la résistance de « Nelson » qui, selon ANDERSEN et ANDERSEN (1970) et COOK (1974, 1976), serait portée par un système monogénique.

Matériel et méthodes

La variété « Nelson » a été croisée avec une lignée très multiplicatrice d'*H. avenae* (« Bonham » $\times$ « Ariane ») 761-8.

En 1975-1976, 4 plantes de chaque parent, 4 plantes F_1 et 55 plantes F_2 ont été testées. Les résultats sont donnés en nombres de kystes par plante.

L'analyse est complétée en 1976-1977 par l'étude de 120 plantes F_3 descendant de 10 plantes F_2 et en 1977-1978 par les 32 plantes F_4 issues de 4 plantes F_3 .

Toutes les plantes testées sont cultivées en conditions extérieures, dans des bouteilles en matière plastique renversées, remplies de 800 cc de sol artificiellement infesté par la race Fr4 septentrionale issue de Nuisement sur Coole (Marne). A cet effet 20 kystes, enfermés dans un sachet de toile de nylon, sont placés dans chaque bouteille en novembre. Le semis, à raison d'une plante par bouteille, est effectué soit à la mi-mars pour les essais de 1976 et 1977, soit à la fin du mois de novembre pour l'expérimentation de 1978. La récupération des kystes, remplis d'œufs, formés sur chaque plante est réalisée à la fin du cycle de développement du végétal et du nématode, de septembre à novembre, à l'aide de la méthode associant l'élu-triation, le broyage des racines et la centrifugation (RIVOAL *et al.*, 1978).

Les résultats sont exprimés en nombres de kystes par plante. Les plantes présentant un système racinaire très peu développé sont éliminées de l'interprétation.

Résultats

A. — Caractéristiques des générations F_1 et F_2

Le développement d'*H. avenae* sur les générations F_1 et F_2 et sur les parents hôte (B $\times$ A) 761-8 et résistant « Nelson » est fourni dans les tableaux 1 et 2.

TABLEAU I

Nombres de kystes par plante sur les parents et la F_1

Variétés	Nombre de kystes d' <i>H. avenae</i> par plante					
	1	2	3	4	moyenne	Écart type
(B $\times$ A) 761-8	246	(*)	227	185	218	30
« Nelson »	0	1	0	0	0,25	
((B $\times$ A) 761-8 $\times$ « Nelson ») F_1	0	0	1	0	0,25	

(*) Résultat éliminé en raison d'un trop faible développement du système racinaire.

Le parent hôte (B × A) 761-8 multiplie fortement *H. avenae* avec en moyenne 218 kystes par plante. Sur « Nelson » résistant on ne dénombre que 0 ou 1 kyste. La F₁ présente le même comportement que « Nelson » ce qui indique que le caractère de résistance est dominant.

TABLEAU 2

Répartition des plantes F₂ selon les classes d'abondance de kystes par plante

Kystes par plante	0	1	2	3	6	7	8	10	12	15	18	25	53	82	166	258	291
Nombres de plantes F ₂	23	8	1	3	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1

Le travail réclamé par ce test nous a obligé à limiter à 55 le nombre des plantes F₂ analysées. Sur les 51 plantes retenues pour l'interprétation dans la population F₂, 31 présentent 0 ou 1 kyste. La proportion de plantes de type « Nelson » dans la F₂ est donc au maximum de 60,8 p. 100. Si l'on compare la distribution observée avec la distribution théorique 3/4-1/4, à l'aide du test de χ^2 , on est conduit à écarter l'hypothèse d'un seul gène dominant ($\chi^2 = 5,14$ pour $\chi^2_{0,05} = 3,84$).

D'autre part si l'on considère la moyenne et l'écart type des résultats obtenus sur les 3 plantes du parent hôte (B × A) 761-8, on peut affirmer que 95 p. 100 des génotypes sensibles doivent porter entre 158 et 278 kystes. 17 plantes présentant de 2 à 82 kystes ne peuvent donc être classées ni dans un type parental ni dans l'autre.

Ceci nous a amené à envisager l'existence d'un système bigénique dans lequel ces plantes à résistance intermédiaire ne possèderaient qu'un seul des 2 gènes de résistance. Si l'on désigne par A et B les allèles dominants, a et b les allèles récessifs, un tel modèle conduit aux distributions présentées dans le tableau 3.

TABLEAU 3

Distribution théorique en F₂ dans le cas d'un système bigénique et distribution observée

Phénotypes	« Résistant » (R)	« Résistant intermédiaire » (I)	« Hôte » (H)
Génotypes	AABB AABb AaBB AaBb	AAbb Aabb aaBB aaBb	aabb
Effectifs observés	31	17	3
Disjonction attendue	29	19	3

χ^2 : 0,43 pour $\chi^2_{0,05} = 5,99$.

TABLEAU 4

Distribution théorique et observée des génotypes et phénotypes en F₃
(R : plante résistante; I : plante résistante intermédiaire; H : plante hôte)

466

L. SAUR, R. RIVOAL

Plantes F ₂ \ Plantes F ₃	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Génotype F ₂ présumé	Génotype F ₃	Disjonction	
															attendue	observée
N° 16 291 kystes	23	/	306	271	108	153	156	273	258	287	308	276	aabb	aabb	R o I o H 11	R o I 2 H 9
N° 17 258 kystes	162	139	132	192	186	293	80	242	449	368	437	207	aabb	aabb	R o I o H 12	R o I 1 H 11
N° 48 25 kystes	182	19	7	21	13	271	34	12	16	359	/	17	aaBb	aaBb aaBB aabb	R o I 8 H 3	R o I 8 H 3
N° 29 18 kystes	14	5	9	14	9	350	10	8	1	7	26	10	aaBb	aaBb aaBB aabb	R o I 9 H 3	R 1 I 10 H 1
N° 36 15 kystes	38	17	9	28	22	376	24	33	35	41	48	56	aaBb	aaBb aaBB aabb	R o I 9 H 3	R o I 11 H 1
N° 20 8 kystes	9	7	3	6	3	8	0	0	4	5	4	4	AAbb	AAbb	R o I 12 H o	R 2 I 10 H o
N° 25 7 kystes	7	0	457	225	269	20	9	298	62	1	60	23	aaBb	aaBb aaBB aabb	R o I 9 H 3	R 2 I 6 H 4
N° 54 6 kystes	4	8	5	5	2	2	10	0	5	294	5	9	Aabb	Aabb AAbb aabb	R o I 9 H 3	R 1 I 10 H 1
N° 31 0 kyste	0	0	0	63	0	0	0	0	0	45	0	0	AaBB	AaBB AABB aaBB	R 9 I 3 H o	R 10 I 2 H o
N° 5 0 kyste	0	37	2	0	0	0	1	0	0	15	0	0	AaBB	AaBB AABB aaBB	R 9 I 3 H o	R 9 I 3 H o
« Nelson »	0	0	0	0										AABB	R 4	R 4
« Bonham » × « Ariane » 761-8	365	175	195	275										aabb	H 4	H 4

B. — Caractéristiques des générations F_3 et F_4

Le tableau 4 présente les résultats obtenus plante par plante ainsi que les génotypes supposés de la plante mère F_2 et les disjonctions attendues en F_3 . Les plantes sont classées résistantes quand elles ne présentent que 0 ou 1 kyste, hôtes quand leur nombre de kystes se trouve dans la fourchette définie précédemment en fonction de la moyenne et de la variance du parent hôte. Les limites sont ainsi 121 et 433 kystes.

La descendance des plantes hôtes F_2 devrait être homogène « hôte » selon notre hypothèse mais 3 plantes (16-1, 16-5, 17-7) sur 23 présentent pourtant le type intermédiaire.

La descendance des 2 plantes de type résistant étudiées est en disjonction hôte-intermédiaire dans la proportion de 5 hôtes sur 24, ce qui suppose que les génotypes F_2 étaient hétérozygotes pour l'un des deux gènes de résistance : la disjonction observée se rapproche de la disjonction $3/4 - 1/4$ attendue.

Par contre, la plante intermédiaire n° 20 a donné une disjonction de 10 intermédiaires pour 2 résistants ce qui est difficilement compatible avec notre hypothèse.

Les plantes F_2 cataloguées intermédiaires n° 54, 25, 36, 29 et 48 ont donné 45 intermédiaires, 10 hôtes, et 4 résistants. La disjonction hôte-intermédiaire est bien celle qu'on attendait avec des plantes F_2 homozygotes récessives pour l'un des deux allèles de résistance et hétérozygotes pour l'autre.

La présence des 4 plantes F_3 (25-2, 20-7, 20-8 et 54-8) à 0 kyste dans la descendance des plantes intermédiaires F_2 est irrecevable compte tenu de la disjonction attendue (tabl. 4). On a cherché à expliquer ce résultat en testant, sur 8 plantes, leur descendance F_4 par rapport aux parents ($B \times A$) 761-8 et « Nelson » (tabl. 5).

TABLEAU 5

Nombre de kystes sur des plantes F_4

Plantes F_3 \ Plantes F_4	1	2	3	4	5	6	7	8
25-2	13	21	2	10	7	32	28	/
20-7	/	4	0	0	1	2	7	0
20-8	1	9	4	/	1	/	4	4
54-8	2	0	0	0	7	2	0	9
« Nelson »	0	0	1	0				
($B \times A$) 761-8	203	138	41	96				

Seule la plante 25-2 donne une descendance de 7 plantes présentant toutes une résistance de type intermédiaire, conforme à l'hypothèse retenue. Les plantes F_4 testées issues des 3 autres F_3 (20-7, 20-8 et 54-8) sont soit totalement résistantes soit hôtes médiocres; ce qui ne correspond pas à l'hypothèse émise. Ces plantes pourraient, en réalité, exprimer une fausse résistance consécutive à une infestation insuffisante.

Cette explication est vraisemblable si l'on se réfère à la multiplication moyenne

du parasite sur l'hôte de référence (B $\times$ A) 761-8 qui est en 1978 (119 kystes/plante) à peu près la moitié de celle observée en 1976 (218 kystes).

Le nombre de kystes sur les plantes F₃ descendant de la plante F₂ n° 20 est compris entre 3 et 9. Il s'étage de 9 à 56 pour les descendants de la plante n° 36 (tabl. 4). Les plantes 20 et 36 ne possèderaient selon notre hypothèse qu'un seul des deux allèles de résistance. Le nombre différent de kystes trouvé sur ces plantes et sur leurs descendants tend à suggérer que les 2 gènes n'ont pas le même poids dans l'expression de la résistance.

Discussion

L'existence de plantes à résistance intermédiaire observée en F₂ et confirmée en F₃ et F₄ permet d'affirmer que les lignées « Nelson » et (B $\times$ A) 761-8 diffèrent par plus d'un gène pour leur comportement vis-à-vis d'*H. avenae*. L'hypothèse d'un système bigénique est donc compatible avec la plupart des résultats observés.

Les seules contradictions avec le modèle proposé peuvent être expliquées par la technique d'étude utilisée qui, bien que précise, ne permettrait pas de mettre en évidence certaines différences entre les plantes résistantes et intermédiaires lorsque les conditions ne sont pas favorables à de fortes infestations. En effet, la relative hétérogénéité des résultats obtenus entre 1976 et 1978 ainsi que les difficultés parfois rencontrées dans le jugement de plantes à résistance intermédiaire pourraient résulter d'une variation de l'inoculum, lequel dépend du contenu larvaire des kystes et du pourcentage annuel d'éclosion. Par contre, la date différente du semis, mars pour les expérimentations de 1976 et 1977 et novembre pour celle de 1978, n'est vraisemblablement pas à mettre en cause puisque la race Fr 4 utilisée, en raison de son activité printanière d'éclosion (RIVOAL, 1978), infeste invariablement les plantes semées à la fin de l'automne ou au début du printemps.

Les observations relatives à l'hérédité de la résistance de US 1624 (ANDERSEN et ANDERSEN, 1970; COOK, 1974 et 1976) font état de l'existence d'un seul gène dominant. Les résultats différents que nous avons obtenus sont probablement dus à la méthode de jugement utilisée qui permet une meilleure appréciation du comportement des plantes individuelles par un dénombrement précis des kystes formés sur chaque système racinaire.

La variabilité génétique éventuelle entre les races rencontrées en France et à l'étranger ne semble pas être responsable de ces différences dans les résultats puisque les races françaises Fr 4 et Fr 3, homologues des races 1 et 2 britanniques ou danoises (RIVOAL, 1977) présentent un comportement de multiplication identique sur « Nelson », en développant au maximum 1 kyste par plante (RIVOAL *et al.*, 1978).

Reçu pour publication en avril 1979.

Summary

Contribution to genetic study of resistance of oat c.v. "Nelson" to the development of the cereal cyst nematode (Heterodera avenae)

Resistance of Oat c.v. « Nelson » to the development of *Heterodera avenae* was studied in the progeny of a cross between this variety and a host line (« Bonham » $\times$ « Ariane ») 761-8.

Cereals are grown in artificially contaminated soil with a known number of cysts. New

brown cysts are counted at the end of the development of nematodes and plants after extraction by the mixer-centrifugal method.

In 1975-1976, 4 plants of each parent, 4 plants F_1 and 51 F_2 are tested for their efficiency to develop *H. avenae*, race Fr₄. This study is completed in 1977 and 1978 by the test of 120 F_2 and 32 F_4 plants issued from selected F_2 and F_3 genotypes. Plants were classed in three groups according to their number of cysts: resistant, intermediate and host.

Results show that oat c.v. « Nelson » differs from the host line in two dominant genes. One of the two genes could have a major effect in the expression of the resistance.

Références bibliographiques

- ANDERSEN S., 1961. Resistens mod Havreål. *Meddr. K. Vet. — og Landbohojsk. afd. Landbr. Plkult.*, n° 58, 179 p.
- ANDERSEN S. et ANDERSEN K., 1970. Sources of genes which promote resistance to races of *Heterodera avenae* WOLL. *EPPO* (Eur. Mediterr. Plant Prot. Organ). *Publ. Ser. A.*, **54**, 29-36.
- COOK R., 1974. Nature and inheritance of Nematode resistance in Cereals. *J. Nematology*, **6**, 165-174.
- COOK R., 1976. Inheritance of resistance to cereal cyst nematode, *Heterodera avenae*. *Welsh Pl. Breed. Stn. Ann. Rep.*, 1976, 70-71.
- NILSSON-EHLE, N. H., 1920. Über Resistenz gegen *Heterodera schachtii* bei gewissen Gersten Sorten, ihre Vererbungsweise und Bedeutung für die Praxis. *Hereditas*, **1**, 1-34.
- RIVOAL R., 1977. Identification des races biologiques du Nématode à kystes des Céréales, *Heterodera avenae* WOLL., en France. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9**, 261-272.
- RIVOAL R., 1978. Biologie d'*Heterodera avenae* Wollenweber en France I. Différences dans les cycles d'éclosion et de développement des deux races Fr₁ et Fr₄. *Rev. Nematol.*, **1**, 171-179.
- RIVOAL R., PERSON F., CAUBEL G., SCOTTO LA MASSESE C., 1978. Méthodes d'évaluation de la résistance des Céréales au développement des Nématodes *Ditylenchus dipsaci*, *Heterodera avenae* et *Pratylenchus* spp. *Ann. Amélior. Plantes*, **28**, 371-394.
-

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format $21 \times 29,7$, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — le titre du mémoire; il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes); — le nom des auteurs, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes; — le nom des techniciens ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de...; le nom de l'établissement, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) résumé (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance; b) introduction dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine; c) techniques expérimentales et matériel utilisé, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences; d) résultats, à présenter de la manière la plus brève possible; e) discussion et conclusion; f) titre et résumé en anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse complète de l'article; g) remerciements pour les collaborations, les fonds, les dons...; h) références bibliographiques.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très complet. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.), l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le(s) nom(s) de(s) auteur(s) suivi(s) des initiales du(des) prénom(s); la date de parution de l'article; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C.N.R.S.*; le volume, la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom; la date de l'édition; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine); le volume; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs; le nom de l'éditeur; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux. Il est demandé aux auteurs de bien vouloir fournir une traduction anglaise des titres et contenus de tableaux, figures, photographies, etc...

Le titre courant pour les hauts de pages devra être fourni en 40 signes au maximum.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit à l'état définitif soit à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I.N.R.A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit $\times 0,5$, soit $\times 0,25$.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : $12,5 \times 19,5$ cm; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9×12 . Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9×12 ; 4 photos : $9 \times 5,5$; 6 photos : $5,5 \times 5,5$. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. RIVES, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot 75007 Paris, France. On demande trois exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction à M^{me} MANDON, Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, C.N.R.A., 78000 Versailles.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

FD Imprimerie Alençonnaise, rue Édouard-Belin, 61002 Alençon

Dépôts légal : 4^e trimestre 1979. N° 91.209

CPPAP n° 1427 ADEP

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1979	France Prix T.T.C.	Étranger Prix Net	LE NUMÉRO	
			France Prix T.T.C.	Étranger Prix Net
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n ^{os} par an	320 F	352 F	77 F	77 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 6 n ^{os} par an	320 F	352 F	77 F	77 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n ^{os} par an ..	250 F	276 F	77 F	77 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n ^{os} par an ...	250 F	276 F	77 F	77 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n ^{os} par an ..	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 6 n ^{os} par an (*)	335 F	370 F	72 F	72 F

(*) Les abonnements aux Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique doivent être adressés à :
« Secrétariat des A.B.A.B.B., I.N.R.A., 78350 JOUY-EN-JOSAS »

APIDOLOGIE, 4 n^{os} par an — Abonnement : France : 80 F — Étranger sauf R.F.A. : 130 F
— Le numéro : France 25 F — Étranger sauf R.F.A. : 40 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Génétique et Amélioration de la vigne. 2 ^e Symposium international sur l'amélioration de la vigne. Bordeaux, 14-18 juin 1977. 472 p., 1978	230,00 F
Pays, Paysans, Paysages dans les Vosges du Sud, par le Groupe de Recherches I.N.R.A.-E.N.S.S.A.A. 192 p., 1978	55,00 F
Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de la Martinique, par J. Fournet. 1652 p., 1978	300,00 F
Les Rongeurs de France. Faunistique et Biologie, par H. Le Louarn et M. C. Saint Girons. 164 p., 1977	80,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Privas N-19 et Notice explicative, par M. Bornand, J.P. Legros, J. Moinereau. 254 p. et une carte 1977	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Dijon O-12 et notice explicative, par J. Chrétien. 218 p. et une carte, 1977	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative, par J. Séguy. 152 p. et une carte, 1975	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative, par G. Callot. 171 p. et une carte, 1975	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative, par J. C. Favrot. 177 p. et une carte, 1974	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative, par J. Portier. 107 p. et une carte, 1974	60,00 F
Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973. 141 p., 1974	27,00 F
L'I.N.R.A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches. 266 p., 1974	38,00 F
Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973. 762 p., 1973	168,50 F
Le Pois. Étude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par R. Cousin. 111 p. et 140 fiches, 1974	168,50 F
Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par J. M. Gourreau. 223 p., 1974	95,50 F
Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par P. Augé, P. Allemand, R. Hamès. 144 p., 1973	63,50 F
Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 décembre 1972. 258 p., 1973	134,50 F
Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I.N.R.A.-C.N.R.S. 549 p., 1973	173,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I.N.R.A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U.N.E.S.C.O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

TABLE DES MATIÈRES

P. ROTILI. — Contribution à la mise au point d'une méthode de sélection de la Luzerne prenant en compte les effets d'interférence entre les individus I. — Étude expérimentale de la structure de la luzernière	353
C. FOURY. — Quelques aspects pratiques de la sélection généalogique de l'Artichaut. I. — Présentation, création de lignées	383
J. P. TILQUIN, M. DUJARDIN, B. P. LOUANT. — L'observation des chromosomes de <i>Cichorium intybus</i> L. au moyen de la technique du Giemsa C-banding	419
M. T. CHESNEAUX. — Contribution à la différenciation des cultivars de Maïs au stade jeune à l'aide des polyphénols	427
M. PITRAT, R. DUMAS DE VAULX. — Recherche de géniteurs de résistance à l'Oïdium et aux Virus de la Mosaïque du Concombre et de la Mosaïque de la Pastèque chez <i>Cucurbita</i> sp.	439
H. LATERROT, M. CLERJEAU. — Détermination des pathotypes de <i>Fulvia fulva</i> (= <i>Cladosporium fulvum</i>) présents sur Tomate dans les serres françaises	447
L. SAUR, R. RIVOAL. — Contribution à l'étude de l'hérédité de la résistance de l'Avoine cultivée c. v. « Nelson » au développement d' <i>Heterodera avenae</i> WOLL.	463

CONTENTS

P. ROTILI. — Contribution to a new breeding method for lucerne taking into account the interferences between individuals. I. Experimental study of the structure of a lucerne crop	353
C. FOURY. — Some practical aspects of single plant selection in globe artichoke (<i>Cynara scolymus</i> L.) I. — Creation of lines	383
J. P. TILQUIN, M. DUJARDIN, B. P. LOUANT. — Use of Giemsa C-banding technique for looking chromosomes of <i>Cichorium intybus</i> L.	419
M. T. CHESNEAUX. — Contribution to maize cultivars differentiation in early stage by polyphenolic compounds	427
M. PITRAT, R. DUMAS DE VAULX. — Powdery mildew, cucumber mosaic and watermelon mosaic virus resistance in the genus <i>Cucurbita</i>	439
H. LATERROT, M. CLERJEAU. — Determination of <i>Fulvia fulva</i> (= <i>Cladosporium fulvum</i>) pathotypes existing on tomato in French glasshouses	447
L. SAUR, R. RIVOAL. — Contribution to genetic study of resistance of oat c.v. « Nelson » to the development the cereal cyst nematode (<i>Heterodera avenae</i>)	463

Les Annales de l'Amélioration des Plantes figurent dans Current Contents